Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Fritz Frank

aus Oldenburg.

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juni 1939.

Tag der Promotion: 30.9.39.

1939.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

N 50

Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Fritz Frank

aus Oldenburg.

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juni 1939.
Tag der Promotion:

1939.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

Referenten: Prof. Dr. von Lengerken.
Prof. Dr. Ulrich.
Prof. Dr. Seidel.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus: Journal für Ornithologie 87, 1939, Heft 3.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543922_0139

Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.

Von **Fritz Frank.**

Inhalt.

Seite

Einleitung 427
1. Zielsetzung 427
2. Literatur 428
3. Material 429
4. Methodik 429

Erster Teil: Die Färbung der Feder durch Pigmente 431

I. Das Melanin 431
a) Literatur 431
1. Ornithologische und chemische Literatur 431
2. Kritische Besprechung der Literatur 434
b) Löslichkeitsuntersuchungen an Federmelaninen 439
1. Methodik 439
2. Ergebnisse 440
c) Die Ablagerung und Anordnung des Melanins in der Feder . 447
1. Ist das Melanin dem Horn an- oder eingelagert? 447
2. Das Melaninkorn 448
3. Die Anordnung des Melanins in den Federteilen 454
d) Die Beteiligung des Melanins an verschiedenen Federfärbungen 460

II. Diffus verteilte Farbstoffe 461

Zweiter Teil: Die Färbung der Feder durch ihre Struktur 464

I. Allgemeine Reflexions- und Brechungserscheinungen an der Vogelfeder. Die Entstehung der Weißfärbung 464

II. Die Form der Federbestandteile und ihr Einfluß auf die Färbung 467
a) Die Ramusform 467
1. Der lichtzerstreuende Ramus 468
2. Die Glitzerstruktur 468
3. Die Lackstruktur 472
b) Die Radiusform 473
1. Schmal- und Breitstellung des Radius 473
2. Die Seidenstruktur 474
3. Die Samtstruktur 475
4. Die Filzstruktur 475
5. Die partielle Radienlosigkeit 476

III. Die Blaustruktur 477
a) Literatur, Aufgabe und Terminologie 477
b) Untersuchungen zur Aufklärung der Porenstruktur 480
1. Imprägnierungsversuche 480
2. Untersuchung im Uebermikroskop 485
3. Kritische Besprechung der Untersuchungsergebnisse 488
c) Untersuchungen über die Intensität der Blaufärbung 489
d) Die Ausbildung von Kästchenzellen, Rindenschicht und Melaninunterlage 491
e) Die durch Blaustruktur verursachten Federfarben 494
1. Die Blaufärbung 494
2. Die Grünfärbung 500
3. Die Goldfärbung 504
4. Die Violett-Färbung 506
IV. Die Puderfärbung 511
Dritter Teil: Zustandekommen und Verbreitung der häufigsten Federfarben . 515
Zusammenfassung 518
Literaturverzeichnis 521

Einleitung.

Zielsetzung.

Die Färbung der Vogelfeder ist ein Gebiet, auf dem schon eine erstaunlich große Anzahl von Arbeiten herausgebracht worden ist. Außer vielen weniger bemerkenswerten befinden sich auch solche darunter, die von der Fachwelt allgemein anerkannt worden waren und die Meinung aufkommen ließen, dieses oder jenes Teilproblem unseres Themas sei bereits endgültig gelöst. Daß dies oft nicht der Fall ist, mußte ich bei Untersuchungen, die zunächst eine andere Richtung einschlagen sollten, erfahren. Aus diesem Grunde erfolgte nunmehr eine erneute Bearbeitung mehrerer Teilgebiete der Federfärbung. Im folgenden habe ich mich bemüht, die Melaninfärbung und die Strukturfarben der Feder nach meinen bisherigen Untersuchungsergebnissen darzustellen. Der Pigment-Teil erhielt noch einen kurzen Anhang über lipochromatische Färbungen, während im Struktur-Teil die Schillerfärbung auf Grund dünner Blättchen zunächst außer Betracht gelassen wurde. Ebenfalls wurden Gefiedermuster nicht in die Arbeit einbezogen. Eine weitere Abgrenzung mußte insofern getroffen werden, als nur Deckfedern untersucht wurden. Diese sind die wesentlichen Färbungsträger, während Schwungfedern und Dunen in erster Linie Funktionen haben, die eine besondere Farbausbildung unmöglich oder überflüssig machen (Flugvermögen bezw. Wärmeschutz). Auch die

Färbung der basalen, vom Gefieder verdeckten Teile der Körperfedern, z. B. der Schaft mit dem dunigen Federteil, ist als Färbungsfaktor unwesentlich und in unserem Zusammerhang uninteressant.

Bevor ich in die Darlegung des Stoffes eintrete, fühle ich mich verpflichtet, Herrn Prof. Dr. Stresemann dafür zu danken, daß er meine Aufmerksamkeit auf das interessante Gebiet der Federfärbung lenkte und mir im Laufe der Untersuchungen ständig mit seinem Wissen zur Seite stand. Ihm und dem Direktor des Zoologischen Museums, Herrn Prof. Dr. v. Lengerken, verdanke ich außerdem die Möglichkeit, das umfassende Material der Berliner Sammlung meiner Arbeit zugrundelegen zu könneu. Herrn Dr. Becker vom K. W.-Institut für Biologie danke ich für wertvolle Auskünfte in Fragen der Melaninchemie. Besonderer Dank gebührt der Direktion der Siemens-Halske-Werke A.-G. Berlin, die mir die Benutzung des Uebermikroskops gestattete, mit dem Herr Dr. H. Ruska und ich die Blaustruktur untersuchten. Es war das erste Mal, daß diese Neuerfindung wesentlich an der Lösung einer zoologischen Fragestellung beteiligt war.

Literatur.

Die Verschiedenartigkeit meines Stoffes läßt es unzweckmäßig erscheinen, bereits an dieser Stelle eine umfassende Literaturübersicht zu geben. Ich möchte hier nur die wichtigsten Arbeiten neueren Datums nennen, in denen auch die ältere Literatur zitiert ist. Ueber das Melanin referierte 1927 Bloch (4) auf Grund von Chemiker-Arbeiten. Der monographisch angelegte Ueberblick umfaßt Morphologie, Chemie und Genese der Melanine. Die Bearbeitung des Federmelanins erfolgte in neuerer Zeit (1923) durch Görnitz (14), der die Einteilung und Ablagerung der Melanine behandelte. Spezielle Beschreibungen gaben Spöttel (43) von der Taube und Ladebeck (33) von Hühnerrassen. Die Bildung der Federmelanine wurde durch die Arbeiten Strongs (48/49), Greites (19/20) und Kawamuras (23/24) beschrieben, ihre Abhängigkeit von hormonellen und anderen Faktoren von Witschi (55 ff.), Kuhn (29—32), und Krätzig (26). Ueber die Lipochrompigmentierung liegt die Arbeit von Desselberger (7) vor, während die Krukenberg'schen Veröffentlichungen (27/28) sich mehr mit der Chemie diffuser Federfarbstoffe befassen. Die neuesten Ergebnisse auf diesem Gebiet legte 1936 und 1937 Völker (50—53) nieder. Die Strukturfarben wurden von folgenden Autoren behandelt: die Blaustruktur von Haecker (21), z. T. zusammen mit dem Physiker Meyer (22), und von Kniesche (25); die Schillerstruktur von Elsässer (8) und Rensch (38); die Puder-

struktur von Spöttel (43) und Schüz (41). Beschreibungen von Einzelfärbungen erfolgten durch Kniesche (25): Grün; durch Görnitz & Rensch (15): Violett. Gesamtüberblicke wurden gegeben durch Görnitz (13), Rensch (37), Biedermann (3) und Stresemann (46). Die Verbreitung der Pigmentfarben in der Vogelklasse wurde durch Götz (18) dargestellt, doch ist diese Arbeit nicht immer zuverlässig. Die bisher beste erbanalytische Untersuchung der Färbungsfaktoren (Wellensittich) verdanken wir Steiner (45). Schließlich sei noch auf die Beschreibung der Beziehungen zwischen Klimafaktoren und Pigmentierung durch Görnitz (14) hingewiesen. Pigmentanalytische Untersuchungen an einem Rassenkreis (*Parus atricapillus*) wurden von Frank (9) durchgeführt. Eine Darstellung aberranter Färbungen gab Rensch (39). Genauere Angaben über die Literatur finden sich in den einzelnen Abschnitten meiner Arbeit.

In der Benennung der Federteile richte ich mich nach Stresemann (46) bezw. Sick (42).

Material.

Das meiner Arbeit zugrunde liegende Untersuchungsmaterial bestand hauptsächlich in Bälgen des Zoologischen Museums Berlin. Es wurde bereits von früheren Autoren immer wieder festgestellt, daß Federn von Bälgen und lebenden oder frischtoten Vögeln, von Bleichungserscheinungen abgesehen, keineswegs in ihrer Färbung verschieden sind. Dies ist bei dem amorphen Charakter der Federfarbstoffe und erst recht der Strukturfaktoren selbstverständlich. Trotzdem habe ich aus Gründen der Vorsicht meist nur Bälge herangezogen, die noch nicht allzu lange in der Sammlung gelegen hatten.

Methodik.

Die Zielsetzung der Arbeit bedingte infolge ihrer Verschiedenartigkeit recht unterschiedliche Arbeitsmethoden. Da diese oft nur zur Lösung bestimmter Teilfragen angewandt wurden, halte ich es für angebracht, sie jeweils vor dem betreffenden Abschnitt zu besprechen. Nur einiges, was für alle Teile der Arbeit gilt, sei hier vorausgeschickt.

Die Herstellung von Totalpräparaten. Zur mikroskopischen Betrachtung wurde die einem Balge entnommene Feder stets ohne jede Vorbereitung in Kanadabalsam eingebettet. Zur Feststellung der Pigmentierung arbeitet man mit durchfallendem Licht, wobei der gleiche Brechungsexponent von Horn und Balsam von großem Vorteil ist.

Strukturfarben lassen sich am besten an nicht eingebetteten Federn in auffallendem Licht betrachten.

Die Herstellung von Schnitten. Etwas genauer möchte ich auf die von mir angewandte Methodik zur Herstellung von Mikrotomschnitten eingehen. Bei der Durchsicht der Literatur fällt auf, daß es einigen Autoren gelungen ist, brauchbare Schnitte durch Vogelfedern herzustellen, während andere, wohl die meisten, an der Härte des Objektes scheiterten oder doch zu einer außerordentlich komplizierten — m. E. unnötig komplizierten — Methodik kamen. Die Kernfrage beim Schneiden von Federn ist der Härtegrad des Paraffins. Ich habe nach eingehenden Versuchen eine Mischung aus weicherem (58°) und härterem (72°) Material hergestellt, deren Härtegrad einem Paraffin mit einem Schmelzpunkt von ca. 65° entspricht. Darin eingebettet ließen sich alle Deckfedern ohne Schwierigkeiten schneiden und zwar nicht nur in Quer-, sondern auch in Längsschnitten. Auch von stärkeren Federn habe ich in derselben Weise und mit gleichem Erfolg Präparate hergestellt, doch muß ich einschränkend bemerken, daß sich meine Bearbeitung nur selten auf Schwung- und Schwanzfedern erstreckte und ich infolgedessen hier keine Erfahrungen sammeln konnte. Die normale Schnittdicke betrug 5 μ, in Sonderfällen ohne weiteres 2—3 μ. Ja, bei der Materialherstellung für die elektronenoptische Bearbeitung sogar 1 μ; doch splitterten in diesem Fall sämtliche Schnitte. — Beim Einbetten erwies es sich als vorteilhaft, das Paraffin etwas zu überhitzen, damit sich die den Federn anhaftende Luft sofort ablöst. — Die Schnittführung erfolgte in den meisten Fällen am besten von der Seite her, so daß ein Ramus nach dem anderen vom Messer getroffen wurde. Doch wurde in solchen Fällen, wo der Rasmusquerschnitt eine ausgesprochen hochschmale Form aufwies, eine frontale Schnittrichtung für besser befunden.

Färbung der Schnitte. Bei dem gleichen Brechungsexponenten von Horn und Einbettungsbalsam war die gute Sichtbarmachung der Schnitte Vorbedingung für ihre Auswertung. Die meisten sonst angewandten Färbemethoden ergaben bei Horn keinerlei dauerhafte Anfärbung. Gelbfärbung mit Pikrinsäure läßt feinere Strukturen schlecht erkennen. Am besten bewährte sich Gentianaviolett, das in absolutem oder hochprozentigem Alkohol gelöst wurde; dabei schien die Beigabe einer Spur von Essigsäure vorteilhaften Einfluß auf die Färbungsintensität auszuüben. Die Färbung dauerte 10—20 Minuten. Dadurch wurde eine gute Violett-Antönung der Hornsubstanz erzielt. Ein großer Vorteil, der besonders bei der Untersuchung grüner und violetter Vogel-

federn zutage trat, sei hier gleich erwähnt: Alle bereits von diffus verteilten Farbstoffen, z. B. echtem Lipochrom oder Psittafulvin, angefärbten Hornteile, vorwiegend also die Ramusrindenschicht und die Radien, werden von alkoholgelöstem Gentianaviolett nicht oder kaum gefärbt. In solchen Fällen ergeben sich meist gute Kontrastfärbungen, die klar die Ausbreitung des Naturfarbstoffes erkennen lassen. Jedoch darf man bei Lipochrom enthaltenden Objekten die Färbungsdauer nicht zu lange ausdehnen, damit der Alkohol den Farbstoff nicht extrahiert. Diese Gefahr besteht bei dem alkohol-unlöslichen Psittafulvin nicht.

Die Färbung der Feder durch Pigmente.

Das Melanin.

Literatur.

Die sehr umfangreiche Literatur über das Melanin — sie umfaßt nach meiner Kenntnis ca. 430 Arbeiten — muß man in unserem Zusammenhang nach ihren Autoren in zwei Abteilungen weisen. Die erste stammt von Chemikern und Medizinern, die andere von Zoologen. Zwischen beiden Gruppen besteht kaum ein Zusammenhang, nicht einmal durch Literaturzitate. Die Federmelanine wurden im wesentlichen (leider) bisher nur von Zoologen bearbeitet. Da diese meist nur über geringe chemische Kenntnisse verfügten und ihnen die Melaninarbeiten der Chemiker zum größten Teil unbekannt blieben, sind allerlei Fehler und falsche Vorstellungen in die speziell ornithologische Literatur gelangt.

Der Stand der ornithologischen Literatur.

Seit Beginn der Pigmentforschung ist die körnige Gestalt des Melanins bekannt. — Außer älteren und weniger wichtigen Arbeiten, die nur kurze Angaben enthalten, sind in erster Linie folgende zu berücksichtigen: Gortner (16 u. 17), Spöttel (43), Ladebeck (33) und Görnitz (13). Gortner fand in Säugerhaaren zwei Melaninarten, ein in Alkalien leicht lösliches eisenfreies Melanoprotein und ein schwer lösliches eisenhaltiges Melanin. Spöttel gab eine ausgezeichnete Darstellung der Melaninpigmentierung der Haustaubenfeder, besonders, was die Gestalt und Ablagerungsform der Pigmentkörner anbetrifft. Auf Grund von Löslichkeitsversuchen mit Alkalilösungen von 2% und 35% stellte er zwei Melaninreihen auf. Er sagt: „. . . es zeigte sich, daß die chromgelben, chrysodinfarbigen, rostbraunen bis dunkel rotbraunen Farbkörner schon bei geringerer Konzentration (2%) der Reagenzien in der angegebenen Reihenfolge in Lösung gehen, während alle übrigen

Körner, speziell die primulingelben, schmutzig gelbbraunen, schokoladefarbigen bis schwärzlichen Körner in alkalischer Lösung von geringerer Konzentration unverändert bleiben und erst durch kochende konzentrierte Alkali-Lösung (35 %) teilweise gelöst wurden." Auch Ladebeck stellte bei Hühnerrassen unterschiedliche Löslichkeitsgrade verschiedenfarbiger Melanine in Alkalien fest, doch glaubte er, keine scharfe Trennung in zwei Gruppen vornehmen zu können. Nach ihm gehen gelbliche, rötliche und rotbraune Pigmente in geringprozentiger Lauge gut in Lösung, während dies mit dunklen nicht der Fall ist. Die Spöttel'sche Einteilung der Taubenmelanine konnte er nicht mit seiner bei Hühnermelaninen gefundenen in Einklang bringen. Weiter ist bemerkenswert, daß Ladebeck in den schwarzen Pigmenten Eisengehalt festgestellt haben will und vermutete, daß dies auch für die roten zutreffe. Görnitz überprüfte die Lösbarkeit verschiedener Melanine an größerem, vor allem artenreicherem Material. Das Ergebnis war, daß die schwarzbraunen und gelbbräunlichen Körnchen in schwacher Lauge (2 %) völlig unverändert blieben, die graubraunen und rotgelben wenig und die rotbraunen gut in Lösung gegangen waren. Obwohl Görnitz keine ganz scharfe Trennung von leicht und schwer löslichen Melaninen nachweisen konnte, entschloß er sich zu einer nomenklatorischen Unterscheidung. Die schwerer löslichen, schwarzen, schwarzbraunen und dunkelbraunen bezeichnete er als Eumelanine, die übrigen leicht löslichen, helleren als Phaeomelanine. Da Görnitz nun einen erheblichen Eisengehalt bei letzteren gefunden zu haben glaubte, verneinte er ihre Identität mit den Gortner'schen Melanoproteinen. Weiter glaubte dieser Autor durch künstliche Oxydation die Eumelanine in phaeomelaninartige Pigmente überführen zu können. Auf Görnitz ist auch besonders die Identifizierung des Eumelanins mit vorwiegend stäbchenförmiger Gestalt und die des Phaeomelanins mit rundlich kugeliger Form zurückzuführen. Die Eumelanine sollten in grauen Federn und bei gleichzeitigem Vorkommen von Phaeomelanin (Wildfarbe) stets in der Radienspitze, die Phaeomelanine dagegen im Ramus und in der Radienbasis abgelagert sein. Auf Grund dieser Ergebnisse analysierte Görnitz die Färbung geographischer Rassen bei Vögeln und kam zu dem Ergebnis, daß die von ihm als Phaeomelanin bezeichnete Pigmentgruppe vom Klima beeinflußbar sei, daß sie z. B. in wärmeren und trockeneren Gebieten besser ausgebildet würde als in kälteren und feuchten. Götz (18), der sich bemühte, eine völlige Trennung zwischen Eu- und Phaeomelanin nachzuweisen, wandte sich gegen die Heranziehung der Kornform zu Unterscheidungszwecken, da diese seiner

Meinung nach durch die Form der betreffenden Federteile bedingt sei.

Außer diesen morphologischen bezw. chemischen Arbeiten gibt es eine Reihe von guten Darstellungen über die Bildung der Melanine und ihre Ablagerung in der Federanlage. Ich kann aber auf diese Literatur nicht eingehen. Nur ist für uns wichtig, daß Greite (19 u. 20) festgestellt haben will, daß die Federmelanine nicht im Horn eingelagert, sondern ihm von außen angelagert sind. In allen anderen Arbeiten ist dagegen von einer Anlagerung der Pigmente nicht die Rede. Auf einer besonders wichtige Arbeit von Kawamura (23) werde ich noch näher einzugehen haben.

Der Stand der chemischen und medizinischen Literatur.

Es ist selbstverständlich für einen Nichtchemiker schwer, die einschlägige Literatur über die Melanine eingehend zu studieren. Deshalb ist es von großem Vorteil, daß der ganze Stand des bis dahin Bekannten 1927 von Bloch (4) zusammengefaßt wurde. Ich gebe im folgenden aus dieser Zusammenfassung einen ganz kurzen Abriß dessen, was uns in dem hier zu behandelnden Rahmen interessiert. Chemisches: Konstitution und Molekulargröße des Melanins sind unbekannt. Es handelt sich wahrscheinlich um Derivate der zyklischen Komplexe des Eiweißmoleküls, die so fest gebunden sind, daß der Farbstoff chemisch unangreifbar ist. Die Chemiker halten allgemein die dunklen Melanine für die stärker oxydierten, komplizierteren und schwerer angreifbaren. — Morphologisches: Das Pigmentkorn besteht aus dem farblosen Pigmentkern oder Pigmentträger und dem diesem aufgelagerten Melanin. Der Pigmentkern bestimmt ausschlaggebend die Form des Pigmentkornes. — Bildung: Das Melanin entsteht nicht aus dem Blute, da seine Bildung völlig unabhängig von der Blutversorgung vor sich geht. Es ist deshalb auch niemals eisenhaltig. „Das Pigment, das sich im Protoplasma der Epidermiszellen, vor allem der basalen, in den Dendritenzellen und in der Haarmatrix findet, ist ein autochthones Produkt, das innerhalb dieser Zellen aus farblosen Vorstufen (Menalogenen) durch ein oxydierendes Ferment erzeugt wird. Alle diese Zellen sind ektodermale Melanoblasten. In dieser Ansicht herrscht unter den neueren Forschern fast vollständige Uebereinstimmung, während die Meinungen über die Natur und Herkunft der Pigmentvorstufen (aus dem Säftestrom stammend, oder durch die Pigmentzellen selber erzeugt?, mit Beteiligung des Kernes?) die Zusammensetzung des Melanins usw. noch auseinandergehen.“ Bloch vertritt die Ansicht,

daß die farblosen Vorstufen, die Melanogene, Abkömmlinge eines Brenzcatechinderivates (Eiweißbestandteil) seien.

Kritische Betrachtungen zur Literatur der Federmelanine.

Wir sehen, daß die bisherigen Arbeiten über die Federmelanine voller Gegensätzlichkeiten und offenbarer Unrichtigkeiten sind, die leider z. T. schon in den allgemein verbreiteten Vorstellungen über dieses Gebiet festen Fuß gefaßt haben. Es scheint mir angesichts dieser Sachlage zweckmäßig, vor der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen und Deutungen eine gewisse kritische Sichtung vorzunehmen, die alles offenkundig Falsche oder schon durch Ueberlegung Abzutuende ausscheidet, um zu einer Klärung der Begriffe und Probleme zu gelangen.

1. Die Materialfrage.

Gortner untersuchte nur Schaf- und Kaninchenhaare, Spöttel nur Federn der Haustaube. Ladebeck konnte seine nur an *Gallus*-Rassen gemachten Befunde weder mit den Gortner'schen noch den Spöttel'schen in Einklang bringen. Görnitz hatte schon bedeutend mehr Arten zur Verfügung. Es ist einleuchtend, daß die bei einer Art erzielten Ergebnisse vielleicht eindeutig scheinen und zu einer bestimmt gefaßten Formulierung verleiten können, die für andere Arten keineswegs zutrifft. Erst ein Ueberblick über vielfältigeres Material wird die wahren Zusammenhänge richtig darstellen. Die Ergebnisse von Spöttel und Ladebeck oder gar die von Gortner dürfen also niemals auf die gesamte Vogelklasse ausgedehnt werden. Die Arbeit von Görnitz ist in dieser Hinsicht die allgemein gültigere.

2. Der Zusammenhang zwischen Form und Chemismus des Melaninkornes.

Die Zoologen schreiben der Form des Melaninkornes, das einmal stäbchenförmig und das andere Mal oval oder rundlich sein kann, eine wesentliche Bedeutung zu. Ladebeck folgerte z. B., „daß diejenigen Pigmente sich hinsichtlich ihrer Löslichkeit am verschiedensten verhalten, die sich auch morphologisch in Form und Farbe am meisten unterscheiden“ (bei *Gallus*). Wir wissen aber aus den Arbeiten von Chemikern, daß die Form des Pigmentkornes durch den farblosen Träger bestimmt wird, der Chemismus und damit die Farbe aber durch das diesem angelagerte Melanin. Zwischen Form einerseits und Chemismus und Farbe andererseits besteht also keinerlei Zusammen-

hang. Ich möchte an dieser Stelle bemerken, daß mich gerade folgende Beobachtung veranlaßte, das ganze Gebiet der Federmelanine einer erneuten Prüfung zu unterziehen: Bei anderen Zielen dienender Betrachtung der Federn verschiedener Vogelgruppen mußte ich die Feststellung machen, daß schwärzliche Melanine genau so gut durch große kreisrunde Kügelchen wie durch kleine längliche Stäbchen verkörpert sein können. Diese Tatsache wurde von den früheren Autoren entweder übersehen oder nicht genügend gewürdigt (s. Seite 451!).

3. Die Methodik der Lösungsversuche.

Die Methodik, Federn mit Laugen verschiedener Konzentration zu behandeln, ist natürlich sehr grob. Wenn wir von der Tatsache ausgehen, daß Melanine niemals außen auf dem Horn liegen (siehe Seite 447) und demnach für das Lösungsmittel auch nie ohne weiteres angreifbar sind, müssen wir in jedem Falle gewärtig sein, daß auch das Keratin angegriffen wird und wenigstens zu einem Teil in Lösung geht. Fällt man solche Pigmentextrakte durch Säurezusatz aus, so bekommt man keineswegs reines Melanin als Niederschlag, wie Görnitz anzunehmen scheint, sondern ein Gemisch von Farbstoff und Keratin. Mit diesen Niederschlägen wiederholte Lösungsversuche stellen also niemals solche mit reinem Pigment dar. Ein weiterer Mangel ist, daß keiner der früheren Autoren exakt vergleichbare Versuche angestellt hat. Es wurden nie vergleichbare Mengen, sondern nur beliebig gewählte Quantitäten von Federn untersucht.

4. Die Auswertung der Lösungsversuche.

Die Auswertung dieser Versuche ist vielfach ohne Berücksichtigung ihrer Ungenauigkeit geschehen. Als völlig unbekannte Größen sind dabei z. B. in Rechnung zu setzen die Angreifbarkeit und chemische Beschaffenheit des Keratins und die Ablagerungsdichte und -menge des Melanins auf dem Pigmentträger. Besonders letztere ist von großer Bedeutung. Stellen wir uns einmal vor, daß von demselben Melanin in einer Feder eine geringe Menge in dünner Schicht auf dem Pigmentkern abgelagert ist und in einer anderen Feder eine größere in dicker Schicht. Das erste Pigmentkorn sieht vielleicht lehmfarbig aus, das zweite braun. In beiden Federn ist die Löslichkeit des Melanins die gleiche; es wird sicher auch nach gleicher Zeit die gleiche Lösungsfarbe erzielt sein; nur wird dann beim Abbruch des Versuches festgestellt, daß aus Feder 1 alles Pigment gelöst ist, während in Feder 2

ein erheblicher Rückstand verblieb. Ein Unkritischer wird dann leicht, wie es auch geschehen ist, folgern, daß das Melanin 1 leichter löslich ist als das Melanin 2. Die heller erscheinenden Pigmente werden oft in dünnerer Schicht auf ihren Trägern abgelagert und so immer schneller gelöst sein als die dunkleren. Andererseits wird bei dichterer Lagerung der Pigmentkörner in der Feder in gleicher Zeit eine dunklere Lösungsfärbung entstehen als bei verstreuter Verteilung desselben Pigmentes. Diese Ueberlegungen sind aber von keinem der bisherigen Bearbeiter der Vogelmelanine berücksichtigt worden, weil ihnen der Aufbau des einzelnen Pigmentkornes unbekannt war. Nur Görnitz weist ausdrücklich auf die Bedeutung der Zeitdauer des Lösungsversuches für die erzielte Lösbarkeit hin.

5. Der allgemeine Chemismus der Melanine.

Bevor wir irgendwelche Folgerungen aus derart groben Versuchen ziehen, müssen wir uns auch noch über folgende Grundsätzlichkeiten klar werden. Wie aus der Bloch'schen Zusammenfassung hervorgeht und wie mir Herr Dr. Becker bestätigte, sehen die Chemiker allgemein die dunklen Melanine als die komplizierteren, fester konstituierten und stärker oxydierten an. Sie sind dementsprechend schwerer angreifbar als hellere Melanine. Es ist also nicht verwunderlich, wenn in Lösungsversuchen für dunkles Melanin eine größere Widerstandsfähigkeit nicht nur gegen Laugen, sondern auch gegen Säuren gefunden wird (Spöttel und Görnitz). Erinnern wir uns weiter der Vorgänge der Melaninbildung, so können wir sagen, daß das endgültig abgelagerte Pigment ein Produkt der Pigmentvorstufen (Melanogene) und des fermentativ geregelten Oxydationsvorganges ist. Die endgültige Beschaffenheit des Melanins ist mithin das Ergebnis bestimmter Konstitutionsverhältnisse des Körpers und damit abhängig von fermentativen (Bloch) und anderen Einflüssen, die uns z. T. sicher noch unklar sind. (Vergleiche die im Literaturverzeichnis angegebenen Arbeiten von Witschi, Kuhn und Krätzig!). Es werden also verschiedene Melanine in ihrer Zusammensetzung Verschiedenheiten und Schwankungen der Körperkonstitution widerspiegeln.

6. Der Eisengehalt des Melanins.

Daß die angesichts der Ungenauigkeit von Lösungsversuchen angebrachte Vorsicht bei der Auswertung nicht immer angewandt wurde, sehen wir unter anderem bei der Frage der Eisenhaltigkeit des

Melanins, die ja, wie wir sahen, z. B. zu der Unterscheidung der leicht löslichen Federmelanine von den Gortner'schen Melanoproteinen führte. Während Görnitz die Möglichkeit der Herkunft des festgestellten Eisens aus dem Keratin wenigstens erörterte, verbrannte Ladebeck unbedenklich ganze Federn, um dann aus dem Verhalten der Asche bei der Eisenprobe auf den Eisengehalt des eingelagerten Melanins zu schließen. Wir wissen aber aus exakten Analysen von Chemikern (vgl. Bloch), daß Melanin kein Eisen enthält. Außerdem erwähnte ich schon, daß auch Ausfällungen von Federlösungen Keratin enthalten. So kann auch der von Görnitz gefundene Eisengehalt nur dem Keratin entstammen. Die Versuche von Ladebeck und Görnitz sind also als ungenau und die Ergebnisse als unrichtig zu verwerfen.

7. Die Oxydation der Melanine.

Aus der chemischen Literatur wissen wir, daß die dunklen Melanine als die komplizierter gebauten und vollkommener oxydierten zu gelten haben. Wenn Görnitz im Gegensatz dazu annimmt, daß seine helleren Phaeomelanine vollkommenere Oxydationsstufen als die dunklen Eumelanine darstellen, so stützt er sich in erster Linie auf folgende Beobachtungen. Einmal sollen die Eumelanine primärer und allgemeiner verbreitet sein, wobei allerdings einschränkend zugegeben wird, daß Jugendkleider häufig phaeomelanotisch pigmentiert sind. Weiter konnte Görnitz durch künstliche Oxydation mit Chlor oder Wasserstoffsuperoxyd dunkle Melanine in heller gefärbte umwandeln.[1]) Der künstliche Bleichungsvorgang ist aber wohl kaum geeignet, irgendwelche Rückschlüsse auf den Chemismus, speziell den Oxydationsgrad des behandelten Melanins zuzulassen, da sich dieser Vorgang nicht mit der fermentativen Oxydation des Melanogens vergleichen läßt (Dr. Becker mündlich). Außerdem wissen wir heute, daß die Pigmentvorstufen (Melanogene) farblos sind und erst durch die Oxydation ihre Umformung in farbiges Melanin erhalten. Nach Görnitz müßten die Vorstufen dunkel sein und durch Oxydation allmählich in helleres Melanin umgewandelt werden. Wir können also feststellen, daß die Dunkelfärbung des Melaninfarbstoffes mit stärkerer Oxydation zunimmt.

1) Dieser Vorgang wird übrigens mit dem Verbleichen von Vogelbälgen unter Einfluß des Lichtes verglichen. Wie mir Herr Dr. Becker mündlich mitteilte, ist diese Gleichsetzung nicht angebracht, da sich bei Lichtbleichung (photochemische Erscheinung!) und künstlicher Oxydation chemisch verschiedenartige Vorgänge abspielen.

8. Die Einteilung der Melanine.

Auf Grund der Löslichkeitsversuche fanden Gortner und Spöttel bei Schafen und Kaninchen bezw. Haustauben zwei scharf zu trennende Melaningruppen. Ladebeck stellte an Hühnern ebenfalls zwei Gruppen fest, die aber durch Uebergänge verbunden waren. Görnitz betonte ausdrücklich die von ihm gefundenen Uebergänge zwischen allen Melaninen, stellte aber trotzdem zwei Gruppen auf, nämlich Eu- und Phaeomelanin. Dies geschah wohl hauptsächlich aus Gründen der Praxis, und in der Tat bürgerte sich diese bequeme Trennung und Benennung sehr schnell ein. Es lag sicher nicht in der Absicht dieses Autors, eine in der Folge manchmal üblich gewordene scharf formulierte Gegenüberstellung von zwei Melaningruppen einzuführen. Denn an Hand der Görnitz'schen Arbeitsergebnisse läßt sich eine solche nicht rechtfertigen! Wenn es überhaupt Uebergänge gibt, und wenn außerdem noch innerhalb jeder Gruppe große Verschiedenheiten bestehen, so ist es nicht angebracht, eine scharfe Trennung durchzuführen. Man ist im Gegenteil verpflichtet, die Verbindung durch Uebergänge besonders stark zu betonen, da sonst allzu leicht — wie es in der Tat geschah — in Zitaten usw. die Existenz der Uebergänge nicht besonders erwähnt und damit das Bestehen von zwei ganz verschiedenen, sich ausschließenden Melaningruppen vorgetäuscht wird. Die von Görnitz gefundene Tatsache, daß bei vielen Rassenkreisen der Vogelklasse seine Phaeomelanine in den wärmeren und trockeneren Klimaten besser ausgebildet sind als in kalten oder feuchten, also den Eumelaninen gegenüber ein „selbständiges Verhalten" zeigen, ist nicht ohne weiteres als Argument für eine Trennung der zwei Melaningruppen anzusehen. Die genetischen, selektionistischen und anderen Einflüsse, auf die diese Erscheinung zurückzuführen ist, erscheinen uns heute durchaus nicht so geklärt, wie es Görnitz vorkam. Die Deutung einer rein klimatischen Beeinflussung der Federpigmente dürfte sich heute zum mindesten nicht in der von Görnitz gewählten primitiven Form aufrecht erhalten lassen.

Aufgabe.

Nachdem ich mich in den obigen acht Punkten bemüht habe, die offenkundigen Fehler und Irrtümer aus der Literatur der Federmelanine von vornherein richtigzustellen, kann ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen übergehen. Diese hatten zur Aufgabe, nochmals eine Ueberprüfung der Melanineinteilung vorzunehmen und darüber hinaus eine Darstellung der Melaninpigmentierung der Vogelfeder zu geben.

Aus Punkt 2 meiner kritischen Betrachtungen geht hervor, daß sich die erste Aufgabe nur auf das chemisch-physikalische Verhalten des Melanins beziehen und die Kornform nicht zur Einteilung der Melanine herangezogen werden durfte. Ich muß hier gleich betonen, daß ich kein Vollchemiker bin und auch nicht die Absicht habe, mich gewissermaßen auf schwankenden Boden zu begeben. Ich kann nur mit etwas exakteren Methoden als die früheren Autoren Versuche anstellen und die Ergebnisse zur Darstellung bringen. Der diesbezügliche „chemische Teil" meiner Arbeit — wenn man die Lösungsversuche überhaupt so bezeichnen will — wurde unter dem Einfluß von Herrn Dr. Becker vom Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem abgefaßt. Die nochmalige Bearbeitung der Ablagerungsverhältnisse der Federmelanine ergibt sich notwendigerweise aus der Unvollständigkeit der vorhandenen Literatur, wobei zu bemerken ist, daß auch meine Darstellung bei weitem noch nicht die letztlich erwünschte Lückenlosigkeit aufweist.

Löslichkeitsuntersuchungen an Federmelaninen.

Methodik.

Zur Verbesserung der Vergleichbarkeit angesetzter Lösungen wurde folgende Methodik zur Anwendung gebracht. Anstatt ganze oder zerschnittene Federn in das Lösungsmittel zu bringen, wurde von den zu untersuchenden Federn ein Pulver hergestellt. Die schon erheblich mit der Schere zerkleinerten Federn wurden in einer fest eingebauten Reibschale mit flüssiger Luft übergossen und dadurch so spröde gemacht, daß man sie durch längeres Reiben pulverisieren konnte. Dies geschah, um den hemmenden Einfluß des Keratins auf die Löslichkeit der Melanine, so weit es ging, auszuschalten. Die so erhaltenen Federpulver, die natürlich nur eine einzige Melaninart enthalten durften, wurden zu gleichen Mengen abgewogen. Dies ist der einzige Weg, um wenigstens zu irgendeiner exakten Vergleichbarkeit zu gelangen. Es muß aber betont werden, daß damit nur die reine Federmasse, nicht etwa die Melaninmasse erfaßt werden kann. Das wäre erst dann möglich, wenn es gelänge, das Melanin einwandfrei von dem umgebenden Keratin zu scheiden. Leider ist dies bis jetzt nicht möglich. Es bleibt also bei der Auswertung der Ergebnisse die Ablagerungsdichte der Pigmentkörner und die Ablagerungsdichte des Melanins auf seinem Träger zu berücksichtigen.

Die Federpulver wurden mit bestimmten gleichbleibenden Mengen von Natronlauge versetzt und täglich mehrmals durchgeschüttelt. Nach

24 Stunden wurde die klare Lauge samt den in Lösung gegangenen Stoffen mit der Pipette abgesogen und der Rückstand erneut mit derselben Laugenmenge und -konzentration übergossen. Dies wurde jeweils nach weiteren 24 Stunden wiederholt. Von jedem Federpulver entstanden auf diese Weise acht Lösungsproben, die in Röhrchen aufbewahrt untereinander und mit anderen Reihen vergleichbar waren. Ihre Farben behielten sie bei, doch wurden sie vorsichtshalber nicht dem Lichte ausgesetzt. Diese Methodik halte ich für besser als die bisher angewandte, nur einen einzigen mehr oder weniger lang einwirkenden Aufguß zu machen. Man erfaßt so nicht nur die Tatsache der Lösbarkeit und die Intensitätskomponente, sondern auch die Zeitkomponente. Es sei aber auch hier wieder auf eine kleine Ungenauigkeit hingewiesen, die das Arbeiten mit der Pipette mit sich bringt: Es bleibt beim Absaugen der Lösung immer noch Lauge in dem Rückstand und vermengt sich mit dem neuen Aufguß. Dies könnte man durch Abzentrifugieren der Lösungsflüssigkeit verhindern. Da die Fehlerquelle sich aber auf alle Proben gleichmäßig erstreckt, ergibt sich abgesehen von einer geringen Verlängerung der Gesamtlösungsdauer kein Versuchsfehler.

Die Ergebnisse.

Das Horngewicht. — Bevor ich zu den eigentlichen Lösungsergebnissen komme, sei eine im Versuch gemachte eigenartige Beobachtung über das Gewicht der Federmasse mitgeteilt. Es zeigte sich, daß gleiche Gewichtsmengen verschiedener Federpulver nicht den gleichen Raum einnehmen. Dies ist nicht von der Intensität der Pigmentierung, sondern von der „Artzugehörigkeit“ der Feder abhängig. Dementsprechend schwammen bei Zusatz 2 %iger Natronlauge einige Federpulver oben auf der Flüssigkeit, während andere an den Gefäßboden absanken. Bei wieder anderen schwamm ein Teil oben und die übrige Masse lag auf dem Boden. Dieses Verhältnis bildete sich immer wieder heraus, wenn man die Pulver mit der Lauge durchgeschüttelt hatte; so lange, bis die Hornmasse durch Lauge völlig zersetzt war und immer nach unten sank. Bei 33 %iger Natronlauge schwamm in allen Fällen alles Federpulver oben. Das Merkwürdige war nun, daß die Federpulver von Enten (*Anas platyrhynchos* und *Tadorna tadorna*) am schwersten waren und immer gänzlich nach unten sanken. Bei den Möwen (*Larus fuscus* und *argentatus* sowie *Pagophila eburnea*, also gut, schwach und garnicht pigmentiert!) schwamm ungefähr die Hälfte der Substanz oben, die andere sank zu Boden. Bei Raubvögeln (*Buteo buteo*, *Falco naumanni*, *Elanus hypoleucos*, *Accipiter novaehollandiae*)

schwamm die größte Masse, während ein Bruchteil des Pulvers untersank. Alle Federsubstanz schwamm bei *Turdus*, *Tyto* und *Columba* oben auf der Lauge. Daß gerade die Federmasse von Schwimmvögeln am schwersten ist, die von halb fliegend, halb schwimmend lebenden Möwen ebenfalls schwer, während die der Raubvögel, Eulen, Tauben, Flughühner und Drosseln sehr leicht ist, ist in der Tat verblüffend. Wenn nachprüfende Untersuchungen auf breiterer Grundlage dieses Ergebnis bestätigen sollten, hätten wir eine äußerst zweckentsprechende Anpassungserscheinung vor uns. Es ist bekannt, daß das Federkeratin keinesfalls einheitlich ist, sondern nach Prof. Dr. Grassmann (briefl.) sogar nach der Spezies verschieden sein kann. Darnach ist es durchaus denkbar, daß Schwimmvögel, die schwer sein müssen, Keratin von größerer Dichte besitzen als solche, die als ständig luftlebende leicht sein müssen. Angesichts derartiger Verschiedenheiten des Keratins mutet es beinahe erheiternd an, wenn Prenglowitz (35) in einer Arbeit über Wärmeisolation des Gefieders das spezifische Gewicht des Federhornes am Keratin eines Nashorns ermittelte.

Die Löslichkeit des Federhorns. — Gleichzeitig mit den Versuchsreihen melanotisch pigmentierter Federn wurde zur Kontrolle eine mit reinem Federkeratin weißer Federn angesetzt. Diese stammten von der Elfenbeinmöwe, *Pagophila eburnea*, und wurden genau so behandelt wie alle anderen Federn. Es ergab sich hierbei die bisher nicht beachtete Tatsache, daß Keratin mit einer Eigenfärbung in der Lauge in Lösung geht. Die Lösungsfarbe in 2 %iger Natronlauge sieht schwach gelblich aus und ist bei allen Aufgüssen praktisch gleich[1]). Beim Kochen in stärkerer Laugenkonzentration erzielt man eine ganz intensive Gelbfärbung, die wohl als eine Reaktionserscheinung der Eiweißkomplexe des Horns mit der Lauge zu deuten ist. Dies ist für uns insofern von Bedeutung, als wir die auf diese Weise aus reinem Keratin entstehende Farbkomponentebei den weiteren Lösungsversuchen berücksichtigen müssen.

Die Löslichkeit der Federmelanine. — Von einer eingehenderen Schilderung meiner Lösungsversuche möchte ich absehen, da dies unötig viel Raum beanspruchen würde. Es wird genügen, nur die charakteristischen Ergebnisse anzuführen und zu prüfen, ob sie mit denen früherer Autoren übereinstimmen oder nicht. Es sei gleich bemerkt, daß sich in dieser Hinsicht eine Reihe von Abweichungen ergaben, die z. T. vielleicht in der anders gearteten Technik, also der

1) Eine Farbtabelle, auf der dieser und die folgenden Versuche dargestellt wurden, konnte aus drucktechnischen Gründen leider nicht reproduziert werden.

Anwendung der Pulverisierungsmethodik, begründet sind, für die ich jedoch manchmal keine Erklärung finden kann.

Die Färbung der Laugenlösung. Spektralanalyse. — Die vorherrschende Farbkomponente der Melaninlösungen in Lauge ist meist rot. Je nach der Konzentrationsstärke der Lösung erscheint sie gelblich bis dunkel rostrot. Dies ist insbesondere bei leichtlöslichen Melaninen der Fall, während bei schwerlöslichen durch Beigabe anderer Farben mehr rotbraune Töne entstehen und die Lösungsfärbung von Lehmbraun bis Rostbraun variiert. Das Uebergewicht der Rotkomponente bedingt bei spektralanalytischen Untersuchungen eine Absorption der blauen Teile des Spektrums. Die Absorptionsbreite ist je nach der Lösungsintensität verschieden und erstreckt sich maximal bis an den roten Bereich des Spektrums. Schon Ladebeck und Götz betonten das Fehlen charakteristischer Absorptionsbande. Dies ist nicht weiter verwunderlich. Das Melanin ist ein kompliziertes Eiweißderivat, bei dem kein Baubestandteil ein derartiges Uebergewicht hat, daß sich Absorptionsbande zeigen könnten. Spektralanalytische Untersuchungen der Melaninlösungen sind also nicht geeignet, weitere Aufschlüsse über die Melanine zu erteilen.

Allgemeine Löslichkeit. — Nach den Angaben Spöttels, Ladebecks und auch Görnitz's wäre zu erwarten gewesen, daß sich typische „Eumelanine", z. B. aus den schwarzen Federn von *Turdus merula* ♂ und von *Larus fuscus*, aus den aschgrauen Kopffederu von *Falco naumanni* ♂ und den blaugrauen Rückenfedern von *Larus argentatus* überhaupt nicht in 2%iger Natronlauge lösen würden. Görnitz schreibt: „Allgemein läßt sich sagen, daß die Eumelanine nicht in Lösung gehen, wenn man die Federn mit siedender 2%iger Natronlauge übergießt und bis zum Erkalten im Lösungsmittel beläßt, während die Phaeomelanine bei derselben Behandlung gelöst werden." Dies ist jedoch nicht der Fall. Schon kurze Zeit nach dem Aufgießen ist bei allen Federpulvern eine mehr oder weniger kräftige Lösungsfarbe feststellbar, die sich im Laufe von 24 Stunden weiter verstärkt. — Meine vergleichenden Versuche mit schwächer und stärker konzentrierten Laugen (2% bezw. 33%) ergaben wie die früherer Autoren, daß alle Melanine von stärkeren Lösungskonzentrationen stärker angegriffen werden und der Lösungsprozeß beschleunigt wird. Dieser Beobachtung kommt aber m. E. nicht mehr so große Bedeutung zu, wie ihr bisher beigemessen wurde, da aus meinen Versuchen hervorgeht, daß sich alle Melanine auch in schwachen Laugen lösen lassen. Die Anwendung schwacher Konzentrationen hat den großen Vorteil des langsameren

Ablaufes des Lösungsvorganges, wodurch Unterschiede zwischen verschiedenen Melaninen besser erfaßbar werden.

Die Lösbarkeit und die Form des Pigmentkornes. Die Unabhängigkeit der Farbe und der chemischen Beschaffenheit des Melanins von der Gestalt seines Trägers, die ich bereits in der Literaturbesprechung hervorhob, bestätigte sich in den Lösungsversuchen völlig. Schwer lösliche Melanine können sowohl stäbchenförmig (schmutzig graue Rückenfeder von *Elanus hypoleucos*, — sandbräunliche Rückenfeder von *Sylvia nana*, — schwarze Feder von *Turdus merula* ♂) wie rundlich bis kugelig (blaugraue Rückenfeder von *Larus argentatus*, — aschgraue Kopffeder von *Falco naumanni* ♂, — schieferschwarze Rückenfeder von *Larus fuscus*) sein. Die von mir untersuchten leicht löslichen Melanine hatten dagegen ohne Ausnahme rundliche Form. Die Lösbarkeit eines Melanins kann also nicht mit seiner Kornform, sondern nur mit seiner Farbe als Manifestierung seiner chemischen Konstitution in Zusammenhang gebracht werden.

Die Lösungsdauer. — Das sicherste Kriterium für die leichte oder schwere Löslichkeit eines Melanins ist nicht darin zu sehen, ob es überhaupt beim Behandeln mit Lauge in Lösung geht, sondern in welcher Zeit es praktisch ganz in das Lösungsmittel übergegangen ist. Allgemein läßt sich sagen, daß die Farbintensität der nacheinander vorgenommenen Aufgüsse bei leicht löslichen Melaninen schnell abnimmt, während sie bei schwerlöslichen zunächst gleich bleibt und erst allmählich geringer wird. Für die erzielte Farbintensität ist die Menge der zum Versuch angesetzten Federmasse und die Menge der aufgegossenen Lauge von ausschlaggebender Bedeutung, wie mir Versuche mit verschiedenen Federn zeigten. So war z. B. aus 100 mg Federpulver der dunkelrostbraunen Brustfedern des Stockerpels (*Anas platyrhynchos*) bei Verwendung von je 6 ccm 2 %iger kalter Natronlauge nach dem 5. Aufguß so gut wie alles Melanin gelöst, während bei 200 mg und der gleichen Laugenmenge noch nach dem 8. Aufguß ein leichter Pigmentrückstand vorhanden war. Nahm man eine kleinere Menge (60 mg) Federpulver und eine größere Menge (7 ccm) Lauge, so war bereits nach dem 2. bis 3. Aufguß fast alles Melanin gelöst. Das Ergebnis dieser Versuche bewies mir eindeutig, daß meine kritische Anmerkung zu der Methodik der früher angestellten Lösungsversuche zu Recht besteht. Da keiner der früheren Autoren bestimmte und damit vergleichbare Quantitäten Federmaterial verwandte, ist die Auswertung ihrer Versuche in hohem Maße ungenau. Würde ich z. B. nach der Görnitz'schen Methode verfahren haben, so hätte ich von den

eben erwähnten Stockerpelfedern einmal zufällig 200 mg ansetzen können und dann nach 24 Stunden eine äußerst intensive Lösungsfärbung erzielt. Hätte ich dagegen ebenfalls aus Zufall nur 100 mg verwandt, wäre die Farbe ganz erheblich schwächer gewesen. In beiden Fällen wäre durch Schätzung ohne exakte Wiegung keinesfalls die Federmasse festzustellen gewesen, in beiden Fällen wäre ich also beim Vergleich mit anderen Federn zu ungenauen Schlüssen gekommen. Aus diesem Grunde verwandte ich in den meisten Fällen die gleiche Menge Federmaterial (100 mg) und die gleiche Menge Lauge (6 ccm). Nur in einzelnen Fällen mußte ich von der Standardmenge abweichen, da ich nicht genug Federmasse zur Verfügung hatte. Ich habe mich dann bemüht, die Laugenmenge in ein entsprechendes Verhältnis zu bringen.

Beim Vergleich der erhaltenen Lösungsreihen lassen sich ganz erhebliche Unterschiede konstatieren. Während im günstigsten Falle bereits mit dem ersten Aufguß, also in 24 Stunden, durch 2 %ige Lauge die größte Pigmentmenge in Lösung gegangen ist (rostgelbe Brustfeder von *Fringilla montifringilla*, rostrote Brustfeder von *Tadorna tadorna*, gelbbraune Brustfeder von *Tyto longimembris*), ist im anderen Extremfalle noch der 8. Aufguß nur wenig geringer gefärbt als der 1. (aschgraue Kopffeder von *Falco naumanni* ♂, schwarze Feder von *Turdus merula* ♂, schieferschwarze Rückenfeder von *Larus fuscus*, dunkelbraune Rückenfeder von *Buteo buteo*). Nach dem 3.—4. Aufguß ist das meiste Pigment gelöst aus den rotvioletten Brustfedern von *Columba palumbus* aus den kupferbraunen Federn einer Haustaube, aus den rotbraunen Rückenfedern von *Falco naumanni* ♂; nach dem 5. Aufguß aus der rotbraunen Brustfeder von *Accipiter novaehollandiae* und den dunkelrostbraunen Brustfedern von *Anas platyrhynchos* ♂. Besonders betonen möchte ich die einwandfreie Schwerlöslichkeit von braunem Raubvogelmelanin (z. B. *Buteo*) und dem Pigment „wüstenfarbiger" Rückenfedern von *Sylvia nana*. Götz (18) rechnete die hell ocker bis dunkel braunen Pigmente der Raubvögel summarisch zu den „leichtlöslichen Phaeomelaninen", was vermuten läßt, daß er die Raubvogelgruppe überhaupt nicht untersucht hat.

Ein zusammenfassender Ueberblick zeigt uns, daß nach ihrer Lösungsdauer folgende Farbreihenfolge der Melaninkörner besteht: gelblich — rostgelblich — roströtlich — rostbräunlich — olivbräunlich — bräunlich — schwarzbräunlich (die Farbangaben beziehen sich auf die mikroskopisch ermittelte Farbe der einzelnen Pigmentkörner, da die Gefiederfarbe von zu vielen anderen Faktoren mitbeeinflußt wird).

Dieses Ergebnis steht nicht mit den bisherigen Lösungsversuchen in Einklang; denn Spöttel und Görnitz wollen festgestellt haben, daß sich gelbliche, bezw. gelbrote Melanine schwerer als rotbraune oder schwarzbraune (!) lösen. Besonders kraß liegt der Fall bei den rostgelbroten Brustfedern von *Tadorna tadorna*, aus denen sich bei Görnitz mit 2%iger kalter Lauge in 24 Stunden kein Melanin herausgelöst haben soll, während dieselbe Feder bei mir in gleicher Laugenkonzentration und gleicher Zeit den größten Teil ihres Pigmentes abgegeben hatte.

Ich sagte bereits, daß bei allen Lösungsversuchen die Anlagerungsdichte des Pigmentes an seinem Träger berücksichtigt werden muß. Bei der Beurteilung der eben aufgestellten Farbreihe muß also in Erwägung gezogen werden, daß z. B. dasselbe Melanin in dünner Ablagerung dem Pigmentkorn eine gelbliche Farbe verleiht und schnell in Lösung geht, während es in dickerer Schichtung eine röstliche Färbung erzeugen kann und, weil in größerer Menge vorhanden, eine etwas längere Lösungsdauer hat. Der zweite im Lösungsversuch nicht erfaßbare Faktor ist die Ablagerungsdichte des Pigmentes in der Feder. Wenn dieser auch große Bedeutung hat, so ist es doch sicher, daß es schwach pigmentierte Federn mit schwerer Löslichkeit des Melanins ebenso gibt wie stark pigmentierte mit leichter Löslichkeit.

Die Einteilung der Melanine. — Abgesehen von den Unterschiedlichkeiten, die im Einzelnen zwischen den Ergebnissen meiner Lösungsversuche und denen früherer Autoren bestehen, hatten sie doch im Ganzen gesehen dasselbe Resultat: Das Vorhandensein in Alkalien leicht bzw. schwer löslicher Melanine. Auch meine Versuche schienen zu bestätigen, daß zwischen den leicht und den schwer löslichen Melaninen ein größerer Unterschied bestehe, als innerhalb der beiden Gruppen vorhanden ist. Während die leichtlöslichen bereits nach dem 1.—5. Laugenaufguß zum allergrößten Teil in Lösung gegangen waren, nahm die Intensität der Farblösung bei den schwerlöslichen bis zum 8. Aufguß nur wenig ab. Mit dem Nachweis von zwei getrennten Gruppen wäre die Görnitz'sche Einteilung in Eu- und Phaeomelanin im großen und ganzen bestätigt. Dieses Ergebnis ist jedoch wenigstens zu einem Teil durch die Materialauswahl bedingt. In Wahrheit gibt es doch immer wieder Uebergänge von dunklen, schwerlöslichen zu hellen, leichtlöslichen Melaninen. Schon Ladebeck und Görnitz erbrachten den einwandfreien Nachweis solcher Uebergänge. Die Beobachtungen dieser Autoren sind natürlich nur insoweit heranzuziehen, wie sie die Farbe oder den Chemismus des Melanins betreffen. Die Formübergänge zwischen Stäbchen und

Kügelchen sind dagegen außer Betracht zu lassen. Ladebeck fand, daß bei Hühnern Uebergänge zwischen den leichtlöslichen und den schwerlöslichen Melaninen bestehen. Görnitz führte folgende Tatsachen an: Bei ‚wildgrauen' Federn (z. B. Sumpf- und Haubenmeisen) enthält die Radienspitze ein dunkles schwerlösliches Pigment, das allmählich zur Radienbasis hin in ein gelbliches, leichtlösliches übergeht. Auch die dunkelbräunlichen Körner in der Bänderung der Brustfeder des Jagdfasans (*Phasianus colchicus*) gehen in die goldgelben der kupferroten Grundfarbe dieser Feder über. Ferner findet zwischen den proximalen dunklen und schwerlöslichen Dunenmelaninen und den rostbraunen leichtlöslichen der Weichenfeder des Kleibers (*Sitta europaea caesia*) ein ganz allmählicher Uebergang statt. Ich kann diese Befunde völlig bestätigen. Die Uebergänge bei Pigmenten aus dem dunigen Teil der Feder kann man in bester Weise an den rötlich angehauchten Bauchfedern von Schwanzmeisen (*Aegithalos caudatus*) und von *Suthora webbiana* studieren. Hier sind die näher zur Federspitze liegenden Dunenstrahlen mit kastanienrostbraunem Melanin pigmentiert, das sich zur Federbasis hin ganz allmählich in schwärzliches verwandelt. Niemals findet man bei Dunkelbänderung rostfarbener Federn ein scharfes Nebeneinander von zwei Melaninarten, sondern jedesmal ein regelrechtes Uebergehen von der einen in die andere. Dies kann man an Raubvögeln, Eulen usw. feststellen. Schließlich sei auch auf die Uebergänge bei Rassen hingewiesen. Als Beispiel führe ich die Drossel *Turdus ruficollis* an. Die rotkehlige Rasse *ruficollis* hat leichtlösliche Rostpigmentierung, während die schwarzkehlige *atrogularis* dunkles, schwerlösliches Melanin in den Federn enthält. Intermediäre Bastarde (*ruficollis* × *atrogularis*) scheinen in ihrer Pigmentierung gerade zwischen den reinen Rassen zu stehen und haben ein dunkel rostfarbenes Melanin.

Allgemein läßt sich sagen, daß Uebergänge zwischen leicht- und schwerlöslichen Melaninen überwiegend innerhalb einer Feder zu finden sind, was ihre exakte Untersuchung mit den von mir angewandten Methoden unmöglich macht. Diese Tatsache scheint mir für die Görnitz'sche Annahme zu sprechen, nach der es sich bei den Melaninen verschiedener Löslichkeit um verschieden stark oxydierte Stoffe derselben Grundsubstanz handelt. Es ist nämlich leichter vorstellbar, daß durch starke Abscheidung des oxydativen Fermentes wechselnde Formung des Pigmentes bedingt wird, als durch verschieden konstituierte Vorstufen (Melanogene), die beim Fehlen von Uebergängen als Erklärung für die Verschiedenartigkeit der Melanine in Betracht kämen. Wie ich bereits erwähnte, muß allerdings im Gegensatz zu Görnitz nach den von

chemischer Seite gemachten Erfahrungen angenommen werden, daß der Oxydationsgrad der Melanine mit der Zunahme ihrer Färbung ansteigt. Die Tatsache, daß hellere (hell olivbräunliche) Pigmentkörner schwerlöslich sein können, erklärt sich ohne weiteres aus dünner Ablagerung dunklen Melanins an dem Pigmentträger.

Die Frage, welche nomenklatorischen Folgerungen man aus diesen Ergebnissen ziehen muß, ist nicht leicht zu beantworten. Fest steht, daß es eine leichtlösliche und eine schwerlösliche Melaningruppe gibt, die durch Uebergänge verbunden sind und in sich wieder Unterschiede aufweisen. M. E. sollte man so lange keine nomenklatorische Trennung der Federmelanine durchführen und nur von braunem, rostrotem, gelbem usw. Melanin sprechen, wie nicht durch physiologische und analytische Untersuchungen einwandfreiere Unterschiede zwischen den Federmelaninen gefunden und die vorhandenen Uebergänge überzeugend erklärt worden sind. Dies scheint nach mündl. Mitteilung von Herrn Dr. Becker vom K.-W.-Institut für Biologie auch die Meinung der Biochemiker zu sein, die die in der Ornithologie eingeführte nomenklatorische Trennung zum mindesten mit Mißtrauen betrachten. Da sich die von Görnitz durchgeführte Scheidung in Eu- und Phaeomelanin aber, weil sehr praktisch und bequem, bei den Ornithologen bereits eingebürgert hat, dürfte es schwer sein, sie aus Gründen der Vorsicht rückgängig zu machen.

Die Ablagerung und Anordnung des Melanins in der Feder.

Ist das Melanin dem Horn an- oder eingelagert?

Bevor wir uns der Melaninverteilung in der Vogelfeder zuwenden, müssen wir uns zunächst Klarheit über sein Lageverhältnis zum Federkeratin verschaffen. Dies ist u. a. notwendig geworden durch die Untersuchungen Greite's (1931 (19) bezw. 1934 (20)). G. arbeitete über Federentwicklung bei Tauben und will inbezug auf die Pigmentierung zu völlig anderen Ergebnissen gelangt sein als frühere Autoren. Er sagt hierzu u. a.: „Die Pigmentkörner werden von den Fortsätzen der Melanophoren an die Zellen der Radiogensäulen angelagert." „Die Pigmentkörner verteilen sich auf der konkaven Seite der Radien und liegen im Endzustand in einer einfachen Schicht auf derselben ausgebreitet." „Ein Eindringen in die Radiuszellen kommt nirgends vor." „Auch beim Ramus wurde in keinem Falle ein Eindringen der Pigmentkörner in die Zellen beobachtet." Auch in den Markzellen sollen nach Greite niemals Melaninkörner eingelagert sein; höchstens einzelne sollen beim Verhornungsprozeß hineingerückt werden, aber dann immer

an der Hohlraumwand sitzen bleiben. Zu den entwicklungs-physiologischen Beobachtungen Greites hat sich 1933 Kawamura (23) geäußert, der an Erstlingsfedern von *Coturnix coturnix japonica* einwandfrei feststellen konnte, daß die Melanine in den Radius- bzw. Ramuszellen abgelagert werden. Ich möchte meinerseits betonen, daß die Befunde Greites in Gegensatz zu den tatsächlichen Lageverhältnissen der Melanine in der fertigen Feder stehen. Greite hätte schon aus der Literatur zur Kenntnis nehmen können, daß es sowohl vollständig pigmentierte, also durch und durch von Melanin durchsetzte Radien gibt wie auch Ramusmarkzellen, die gänzlich mit Pigmentkörnern vollgestopft sind. Abgesehen davon, daß alle bisherigen Literaturangaben den Greite'schen Ergebnissen entgegenstehen, konnte ich auf Hunderten von Mikrotomschnitten von 2—5 μ Dicke kein einziges Mal Pigmentkörner finden, die den Radien von außen angelagert gewesen wären. Immer sind die Melaninkörner von Horn eingeschlossen. Nur in den blauen Federn von *Cotinga* (Tafel III, 9) und *Irena* (Tafel III, 1) scheint es zunächst so, als ob das dichte Pigment frei an der ventralen Seite der Rami läge. Genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß es sich auch dann immer um eine Mischung von Keratin und Pigment handelt. Wir können also feststellen, daß das Melanin in der fertigen Feder immer im Horn eingelagert ist.

Das Melaninkorn.

Der Pigmentkern und die Entstehung des Melaninkornes.

Wie wir bereits aus der Literaturübersicht wissen, ist die Form des Pigmentskornes von der Gestalt seines farblosen Kernes oder Trägers abhängig. Es war nun in der bisherigen Literatur noch niemals der ausdrückliche Nachweis geführt worden, daß auch das Federmelanin einen solchen Kern besitzt. Meines Wissens hat zuerst Görnitz (14) den Pigmentträger gesehen, ohne sich über die Bedeutung seiner Beobachtung klar zu werden. Er beschreibt nämlich farblose Pigmentkörner, die an der Radienbasis wildfarbener Federn von *Parus palustris* und anderen zu finden sind, und sich von der umgebenden Keratinmasse nur durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen abheben. Diese Erscheinung kann man überhaupt bei solchen Federn beobachten, bei denen das Melanin nur schwach auf dem Kern abgelagert ist. Es liegen dann an der Radienbasis oft die völlig pigmentfreien Kerne.

Es ergibt sich nun die Frage nach der Herkunft des Pigmentkernes. Rényi (40), der 1924 die Pigmentbildung an Augen von

Hühnerembryonen untersuchte, brachte diese in engen Zusammenhang mit den Mitochondrien der Pigmentbildungszellen, die zu Pigmentträgern umgebildet werden sollen. Neuerdings hat Kawamura (23) in seinen bereits genannten Arbeiten ähnliche Beobachtungen gemacht: „An Größe und Gestalt sind die jüngsten Körner auch den älteren beinahe gleich, innerhalb der Melanophoren im früheren Stadium gibt es alle Uebergänge zwischen farblosen Körnern und fertigen Melaninkörnern; so werden zweifelsohne die farblosen Körner unter irgendeiner Wirkung zu Melaninkörnern verändert.“ K. konnte nun nachweisen, daß die Pigmentkerne mit den Mitochondrien der Melanophoren identisch sind, die immer die den späteren Pigmentkörnern entsprechende stäbchenförmige oder rundliche Gestalt haben. Er sagt weiter: „daß die Mitochondrien zu den Melaninkörner in enger Beziehung stehen, ist eine unbestreitbare Tatsache. Aber ich konnte leider nicht entscheiden, ob sich jene unter bestimmtem Umstand zu diesen unmittelbar verändern, oder ob die Mitochondrien nur zu den Pigmentträgern werden und sich mit dem Melaninfarbstoff, welcher in der Melanophore oder an anderen Stellen gebildet worden ist, verbinden.“ Wenn wir hiermit die Arbeitsergebnisse der Chemiker nach Bloch (4) vergleichen, wird auch dieser Zusammenhang klar. Der Farbstoff wird in farbloser Vorstufe (Melanogen) entweder in den Pigmentbildungszellen autochthon gebildet (— Melanoblast) oder aus dem Körper aufgenommen (— Melanophore). Unter dem Einfluß eines oxydativen Fermentes wird er zum farbigen Melanin umgeformt, welches sich dem aus den Mitochondrien der Melanophore entstandenen Pigmentträger anlagert.

Die Form des Pigmentkornes.

Gestalt. — Ueber die Gestalt des Pigmentkornes ist bereits viel geschrieben worden. Nach meinen Untersuchungen kann ich sagen, daß bei den Vögeln zwischen den beiden Extremen Stäbchen und Kugel alle Uebergänge vorkommen. Grob gesehen, sind alle Melaninkörner bilateral symmetrisch. Eine Veränderung der Stäbchenform besteht in einer Veränderung des Proportionsverhältnisses von Länge zur Breite. Sie kann also einmal durch eine Verkürzung bezw. Verlängerung des Stäbchens, zweitens durch eine Vergrößerung des Querdurchmessers und drittens durch Abänderung beider Komponenten bedingt sein. Größere Breite kann entweder gleichmäßig auf die ganze Kornlänge verteilt (= dicke Stäbchen) oder auf die Mitte beschränkt sein (= Spindelform Spöttels). Der erste Fall bildet morphologisch

gesehen die Ueberleitung zur reinen Kugelform, deren Gestalt nur noch durch Aenderung einer Komponente, des Durchmessers, bestimmt wird. Innerhalb einer Feder kommen vielfach Uebergänge von einer Gestalt zur anderen vor; als Beispiel sei die Brustfeder von *Monticola solitarius* genannt (Abb. 1).

Maße. — Exakte Messungen der Korngröße lassen sich natürlich nur bei übermikroskopischer Vergrößerung anstellen. So mißt ein zufällig bei Blaustrukturuntersuchungen mitphotographiertes Melaninstäbchen aus dem Ramus von *Pitta maxima* (Flügeldeckfeder) $1{,}05 \times 0{,}28\ \mu$ (man beachte auf der Abbildung (Tafel I, 3) die beiderseits etwas zugespitzten Enden). SPÖTTEL (43) wies bereits bei Taubenfedern nach, daß die Größe der Pigmentkörner variabel ist und auch in derselben Feder sehr verschiedene Werte aufweisen kann. Genauere Messungen sind deshalb von nur geringem Interesse und es genügt in jedem Falle, Durchschnittswerte zu geben. So schwankt die Länge von ausge-

Abb. 1. Melaninkörner aus einer Brustfeder von *Monticola solitarius*. Die Reihenfolge a—f entspricht den verschiedenen Herkunftsorten von der Spitze bis zur Basis der Feder. Die Kornformen gehen gleitend ineinander über. Vergrößerung ca. 5000-fach.

sprochenen Stäbchen zwischen 1 und 2,5 μ. Ihre geringste Breite, besser ihr geringster Querdurchmesser dürfte bei 0,2 bis 0,3 μ liegen. Der Durchmesser runder Körner ist nach oben etwa durch den Wert 4 μ bestimmt, während die untere Grenze bei 0,2 μ, also unter der Grenze der lichtmikroskopischen Sichtbarkeit liegen dürfte, wo sich die Einzelkörner dann nicht mehr einwandfrei erkennen lassen. Allgemein kann man Pigmentkörner bis zu 0,5 μ als sehr klein, von 0,5—1 μ als klein, von 1—2 μ als groß und von 2—4 μ als sehr groß bezeichnen.

Zusammengesetzte Körner. — Von manchen Autoren sind sogen. zusammengesetzte Körner beschrieben worden; z. B. sollen aus mehreren kleinen, runden Körnchen größere längliche entstehen. Dies ist in der Tat öfter der Fall, doch kommt dieser Beobachtung wohl keine größere Bedeutung zu, da es nicht so ist, daß Stäbchen immer aus hintereinandergelagerten runden Körnchen oder umgekehrt Kügelchen aus auseinandergefallenen Stäbchen bestehen.

Die Farbe des Pigmentkorns.

In der Literaturübersicht erwähnte ich bereits, daß Görnitz und andere Autoren die Farbe der Melaninkörner ziemlich starr mit deren Gestalt verbanden. Stresemann (46) faßt diese seinerzeit allgemein anerkannte Ansicht in seinen „Aves" wie folgt zusammen: „Die Träger[1]) des Eumelanins sind von dunkler Färbung und mehr oder minder stäbchenförmiger Gestalt im Gegensatz zu den Trägern des Phaeomelanins, die in gelblichen bis bräunlichen Tönen variieren und von rundlicher Gestalt zu sein pflegen . . . . . Alle schwarzen und grauen Tönungen der Vogelfeder werden durch Eumelanin, die meisten braunen, braungelben, rotbraunen hingegen durch Phaeomelanin hervorgerufen." Wir müssen heute feststellen, daß diese Angaben als Verallgemeinerung einzelner Untersuchungsergebnisse anzusehen sind. Es wurde bereits öfter von mir betont, daß die Farbe des Pigmentkornes grundsätzlich nicht mit seiner Gestalt in Zusammenhang steht. Untersuchungen auf breiterer Grundlage zeigten mir, daß dunkles, schwer lösliches Melanin sowohl an stäbchenförmigen wie an rundlichen Pigmentkernen angelagert sein kann. *Dunkles Melanin in Stäbchenform* finden wir vorwiegend ausgebildet bei den Pterocletes, Ralli, Limicolae, Alcae, Colymbi, Podicipedes, Sphenisci, Tubinares, Anseres, Gressores, den meisten Accipitres, den Cuculi, den meisten Psittaci, den Todi, Colii, Macrochires, Pici, sowie den meisten Passeres. *Dunkles Melanin in rundlicher Form* kommt vor bei den Galli (z. B. Alectoris), Columbae, Crex, Rhinochaeti, Grues, Laridae, Ibidorhynchus, Cursorius, Pluvianus, Falconinae, Accipiter, Agapornis, vielen Passeres und vermutlich noch anderen Gruppen. Ob andererseits helle leichtlösliche Melanine, die meist an runden Pigmentkörnern angelagert sind, auch an stäbchenförmigen vorkommen, ist für mich noch nicht geklärt. Es sei an dieser Stelle im übrigen nochmals betont, daß die Farbe des Pigmentkornes von der Dichte des auf seinem Kern angelagerten Melanins abhängig ist. Dies muß bei mikroskopischer Betrachtung insofern berücksichtigt werden, als bei schwächerer oder stärkerer Beleuchtung der Körner deren Eigenfarbe erhebliche Unterschiede aufweist. So sehen z. B. Körner dunkelbrauner Federn im durchfallenden

1) Es sei hier auf die nach dem heutigen Stand unseres Wissens ungenaue Anwendung des Begriffes „Träger" hingewiesen, mit dem man früher das ganze Melaninkorn als Träger der Färbung meinte, den wir heute jedoch nur noch auf einen Teil des Melaninkornes, den farblosen Kern als Träger des angelagerten Melanins, beziehen.

„schwache" Färbung. Die physikalische Erklärung für das Zustandekommen „zarter" Farben durch Kolbenmelanin denke ich mir folgendermaßen: Jede Farbe entsteht streng genommen durch zwei Komponenten, durch Pigment und Struktur (siehe S. 464). Während bei gleichmäßiger Verteilung des Melanins der zweite Faktor weitgehend zurückgedrängt ist, wird durch eine Pigmentkonzentration in Kolben eine partielle Pigmentleere in den Federteilen bewirkt, die dem Strukturfaktor (Weißfärbung durch diffuse Reflexion) zugute kommt. Mit anderen Worten stellt eine durch Kolbenmelanin entstandene zarte Farbe nach meiner Vorstellung ein Gemisch von Struktur-Weiß und Absorptionsfarbe dar, bei welchem der Strukturfaktor besser zur Geltung kommt als bei gleichmäßiger Pigmentierung. Derselbe Effekt kann noch ausgeprägter durch Puderauflage erzielt werden, wodurch z. B. bei Tauben und Raubvögeln zarte Farben entstehen (siehe S. 511).

Die Anordnung des Melanins in den Federteilen.

Allgemein ist zu sagen, daß die Melanine in allen Teilen der Deckfeder eingelagert sein können, also im Schaft, in den Aesten, den Strahlen und den Haken und Bogen der letzteren. Der basale Teil des Schaftes ist für das Zustandekommen der Färbung ohne Bedeutung und oft kaum pigmentiert. Das Studium seiner Färbung ist deshalb für unseren Zusammenhang von nur geringem Interesse. Ich beschränke mich auf eine Darstellung der Melaninpigmentierung von Ramus und Radius.

Die Melaninverteilung im Ramus.

In den Federästen kann das Melanin überall abgelagert sein, sowohl in der Rindenschicht wie auch in den Markzellen. In der Ramusrinde sind die Pigmentkörner in vielen Fällen an den ventralen oder dorsalen oder an diesen beiden Seiten zugleich massiert und bilden hier ein mehr oder weniger breites, den ganzen Ramus entlang laufendes Band. Bei starker Pigmentablagerung kann entweder die ganze Ramusrinde dicht durchsetzt sein oder nur bestimmte Teile, z. B. ventrale und laterale Partien, so daß die Oberseite freibleibt (*Chizaerhis* Flügeldeckfeder). Während bei schwacher Melaninfärbung die Körnchen in den Wänden zwischen den Markzellen oder an diesen gelagert sind, werden die Hohlräume bei starker Pigmentierung oft gänzlich davon ausgefüllt. Oft ist auch eine Verschiedenartigkeit in der horizontalen Ablagerung des Melanins zu bemerken; z. B. kann in bestimmten Abständen die Dorsalpigmentierung unterbrochen sein und hier durch fehlende Lichtabsorption abschnittweise Weiß-Reflex hervorgerufen

werden (*Tinamus*). Auch helle Federsäume entstehen oft durch Fortfall der Ramuspigmentierung. Ueberhaupt ist die Anordnung des Melanins natürlich von Bedeutung für die entstehende Färbung. Je nachdem, ob die Dorsalseite der Federäste dicht pigmentiert ist oder nicht, wird das auffallende Licht teilweise absorbiert oder teilweise diffus reflektiert und damit Weißfärbung erzeugt. Oberseits nicht gefärbte Rami erzeugen oft in Verbindung mit melanotisch gefärbten Radien Graufärbung. Die dichte Pigmentballung in den Markzellen ist ein ausschlaggebender Faktor für das Entstehen des Blaureflexes (siehe S. 477).

Die Melaninverteilung im Radius.

Von weit größerer Bedeutung für die Gesamtfärbung ist die Melaninpigmentierung der Radien. Wir können bei der Verteilung des Farbstoffes zwei Hauptgruppen unterscheiden: entweder ist das Melanin gleichmäßig im ganzen Radius verstreut oder es zeigt besondere Anordnungsverhältnisse. Für die gleichmäßige Verteilung ist es in unserem Zusammenhang gleichgültig, ob nur die Dorsalkante oder auch die Basallamelle gleichmäßig pigmentiert ist. Eine gleichmäßige Farbstoffverteilung kann sowohl eine sehr dilute wie eine sehr dichte Kornlagerung haben, während bei bestimmter Anordnung des Melanins meist dichte Massierung der einzelnen Pigmentbestandteile zu beobachten ist. Auch bei Radien mit gleichmäßiger Melaninverteilung ist die Basis meist schwächer pigmentiert. Gleichmäßig im Radius verteiltes Melanin finden wir bei allen rostfarbenen (gelblichen, rötlichen, bräunlichen), braunen und schwarzen Federn. Je nach der Intensität der Färbung ist die Ablagerungsdichte der einzelnen Körner verschieden; z. B. ist in den fahlbraunen Rückenfedern des Triels (*Burhinus oedicnemus*) eine gleichmäßige, sehr dilute Pigmentverteilung feststellbar, während sich beim schwarzen Amselmännchen (*Turdus merula*) eine ebenso gleichmäßige, aber sehr dichte Ablagerung der Körner zeigt. Diese Gleichmäßigkeit in der Melaninanordnung der Radien bewirkt, daß — grob gesehen — vorwiegend das betr. Melanin die Färbung beeinflußt und andere Faktoren, z. B. Strukturwirkung und besonders Lipochrom, teilweise oder ganz ausgeschaltet werden. Nur in einem Sonderfalle, der allerdings weiteste Verbreitung hat, geht eine gleichmäßig dichte Melaninverteilung in den Radien mit einem Strukturfaktor zusammen: bei der Schillerfärbung. Nach Elsässer (8) und Rensch (38) ist dabei das Melanin zur besonderen Ausprägung der Interferenzfarben an dem dünnen Blättchen der Radienoberfläche

Lichte heller, olivbrauner aus und Körner rotbrauner Federn oft rostgelblich.

Die Anordnung der Pigmentkörner.

In den meisten Fällen scheinen die Melaninkörner bei oberflächlicher Betrachtung regellos in den Federteilen angeordnet zu sein. Bei genauer Untersuchung wird man aber doch sehr oft ganz bestimmte Ablagerungsverhältnisse entdecken können. Spezialbeschreibungen darüber haben wir u. a. von Spöttel (43; — *Columba livia*) und von Ladebeck (33; — Hühnerrassen). Spöttel weist sehr richtig darauf hin, daß sich die einzelnen Pigmentkörner meist nach der Achse des betr. Federteiles orientieren. So sind Stäbchen mit ihrer Längsachse parallel zu der des Ramus oder Radius ausgerichtet (Abb. 2).

Auch bei kugeligem Pigment können wir sehr oft eine aufgereihte Anordnung finden, die gleichsinnig mit der des Federteiles läuft. Besondere Ablagerungsverhältnisse bestehen manchmal in der Basallamelle der Radien, worauf ebenfalls Spöttel bereits hingewiesen hat. Es findet hier eine elliptische Anordnung der Melaninstäbchen um einen freien Raum statt, der anscheinend früher vom Kern der betr. Radiuszelle eingenommen wurde (Abb. 2). Eine weitere Erinnerung an den zelligen Aufbau des Federstrahls wird uns dadurch zuteil, daß die ehemaligen Zellwände sich oft als schwach pigmentierte Querbänder erkennen lassen. Dies ist besonders an der Dorsalkante der Fall.

Während Stäbchen meist in gleichmäßiger Verteilung in der betr. Federpartie vorhanden sind und — abgesehen von den Dunenstrahlen — seltener in päckchenförmiger Anordnung vorkommen, kann man dies bei rundlichen Melaninkörnern sehr oft beobachten. Im unkompliziertesten Falle handelt es sich um eine einfache Reihe von mehr oder weniger vielen Körnern. Wenn sich mehrere solcher Reihen aneinander legen, entstehen Pigmentpäckchen von verschiedenartiger Gestalt. Sehr oft erinnern diese in ihrer Form an Maiskolben, weshalb ich sie dann als Pigment- oder Melaninkolben bezeichne (Abb. 3). Als typisches Beispiel sei die zart weinrote Brustfeder von *Fringilla coelebs* ♂ genannt. Wenn Götz (18) diese Feder zu den durch Zooerythrin gefärbten rechnet, so ist das nur so zu erklären, daß er seine Behauptung leichtfertig ohne genauere Untersuchung aufstellte. Pigmentkolben können sowohl dunkles Melanin besitzen (*Columbae*, *Larus argentatus* Rückenfeder, *Falco naumanni* Kopffeder, *Monticola* Brustfeder und viele andere) wie helleres, rötliches oder gelbliches (*Columbae*, *Anas penelope* Brustfeder, *Coua cristata* Brustfeder, *Sylvia undata* Kehlfeder, *Panurus*

biarmicus Rückenfeder, *Fringilla coelebs* Brustfeder und viele andere). Bei einer Art können dunkle und helle Kolbenpigmente zusammen vorkommen und dunkles Kolben- und dilutes helles Melanin oder helles Kolben- und diffuses dunkles Melanin. Kolbenmelanin kann sowohl in den Rami wie in den Radii vorkommen.

Es liegt nahe, nach der färberischen Bedeutung der kolbenartigen Ablagerung des Melanins zu fragen. An meinen weit über 1000 Federpräparaten fiel mir immer wieder auf, daß „zarte“ Färbungen, soweit

Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 2. *Todus subulatus.* Radiusstück aus der Brustfederbasis. Man beachte die elliptische Melaninablagerung im Umkreis der ehemaligen Zellkerne des Radius und die Anordnung der Melaninstäbchen, die parallel zur Längsachse des Radius gerichtet sind. Vergr. 400-fach.

Abb. 3. *Columba palumbus.* Ramus- und Radiusstück aus einer blaugrauen Bürzelfeder. Kolbenförmige Anordnung dunklen Melanins. Vergr. 400-fach.

sie durch Melanin bedingt sind, oft durch Kolbenpigment zustande kommen. Unter „zarten“ Farben verstehe ich z. B. die weinrote Brustfeder des Buchfinken-♂ im Gegensatz zu der rostgelben Brustfeder des Bergfinken; oder die zartrotbräunliche Brustfärbung von *Anas penelope* ♂ im Gegensatz zur gelbbräunlichen Kopffärbung dieses Vogels; die zartrosigen Brustfedern von *Lanius collurio* ♂ im Gegensatz zu den intensiv rostbraunen des Rückens. „Zarte“ Färbung wird nicht durch dilute Verteilung von Melanin zustande gebracht. Es entsteht dann nur eine

notwendig. Abschließend sei noch erwähnt, daß sich gleichmäßige Pigmentverteilung auch auf die Anhänge der Radien, also Bürstchenfortsätze, sowie Haken und Bogen, erstrecken kann. Vielleicht ist starke Bürstchenbildung für einen stumpfen Ausdruck der Färbung verantwortlich zu machen, da sie die normal schon stark aufgelöste Federoberfläche in noch viel kleinere Partikelchen aufspaltet (Wasservögel: Alcae, Tubinares, Anseres, Podicipedes, Colymbi, Laro-Limicolae, Ralli, Cinclus u. a.).

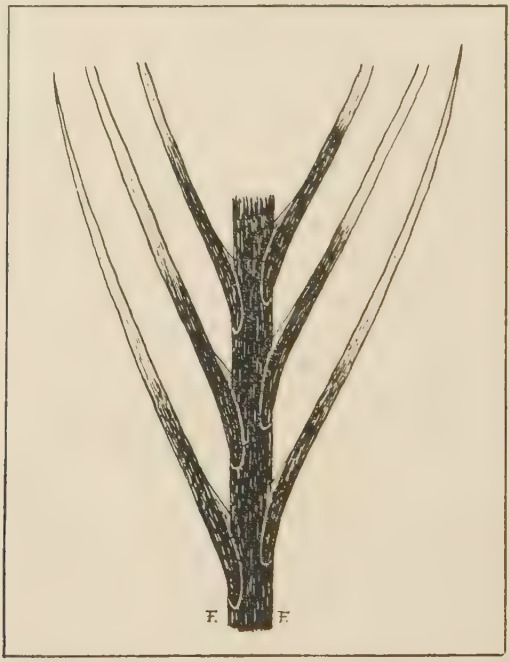


Abb. 4. *Ardea purpurea*. Teilstück aus einer grauen Rückenfeder. Basale Anordnung dunklen Radienmelanins. Vergr. 225-fach.

Bei einer großen Anzahl von Federfärbungen zeigt das Melanin in den Radien besondere Ablagerungsverhältnisse. Das kann der Fall sein, indem das Melanin besondere Gruppierung der Einzelkörner aufweist, oder indem es auf bestimmte Teile des Radius beschränkt ist. Der erste Fall wird in der Hauptsache durch die kolbenförmige Ablagerung dargestellt und ist bereits im vorigen Abschnitt erörtert, so daß hier noch der zweite, die Anordnung des Melanins in bestimmten Regionen des Federstrahls, zu besprechen ist. Als erster hat 1923

Görnitz (13) einen entsprechenden Ueberblick zu geben versucht. Er sagte u. a.: „Wenn Eumelanine in einfarbigen Federn an der Bildung kombinierter Färbungen beteiligt sind, so zeigen sie eine ausgesprochene Tendenz zur Verlagerung in die distalen Radiusteile.“ Bei Kombination von Melanin und gelbem Lipochrom zu Olivgrün sollen die Melanine in den Radienspitzen liegen, während das Zooxanthin in der Radienbasis und im Ramus zu finden sein soll. Auch bei Graufärbung werden nach Görnitz die Melanine in die Radienspitzen zurückgezogen, so daß die Basis frei ist.

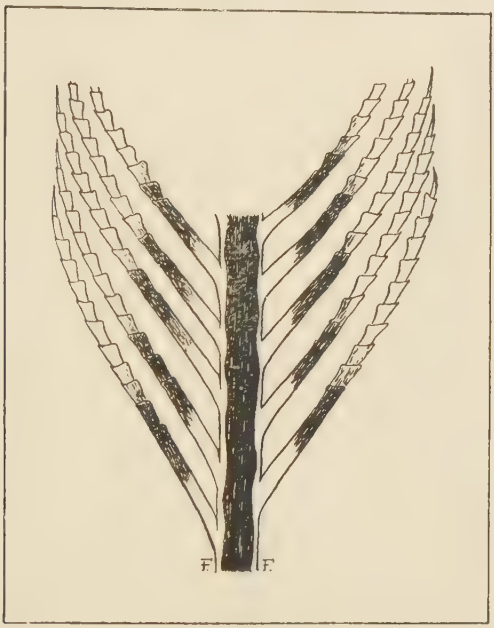


Abb. 5. *Cursorius cursor*. Teilstück aus einer grauen Nackenfeder. Mediale Anordnung dunklen Radienmelanins. Vergr. 225-fach.

Diese Angaben stellen eine grobe Verallgemeinerung von Untersuchungsergebnissen an Passeres dar und treffen für die Gesamtklasse der Aves keineswegs zu. Die Anordnung der Radienmelanine bei kombinierten Färbungen ist mannigfaltiger und für jede Vogelgruppe spezifisch. Wir können in diesem Zusammenhang drei Pigmentierungstypen der Radien unterscheiden: 1. basale Anordnung; das Melanin ist (im Ramus und) in der Radienbasis abgelagert (Abb. 4). — 2. mediale Anordnung; das Melanin ist (im Ramus und) in der Radienmitte abgelagert (Abb. 5). — 3. apikale Anordnung; das Melanin ist (im Ramus und)

in der Radienspitze abgelagert (Abb. 6). Soweit untersucht, ist Typ 1 ausgeprägt bei den Ralli (?), Columbae, Gressores (Ardeidae), Grues (*Grus grus*), Accipitres, Tubinares, Limicolae (*Crocethia*), Lari, Rhinochaeti, Anseres, Cuculi (*Cuculus*); Typ 2 bei den Limicolae (*Cursorius*, *Ibidorhynchus*), Macrochires (*Hemiprocne mystacea*), Cuculi (*Cacomantis*), Artamidae; Typ 3 bei den Galli, Cuculi (*Coua*, *Piaya*), Macrochires (*Chaetura cinereiventris*), Colii, Psittaci (meist), Pici, Passeres (außer Artamidae). Meist kann man die Verteilung der Radienmelanine bereits bei Lupenbetrachtung

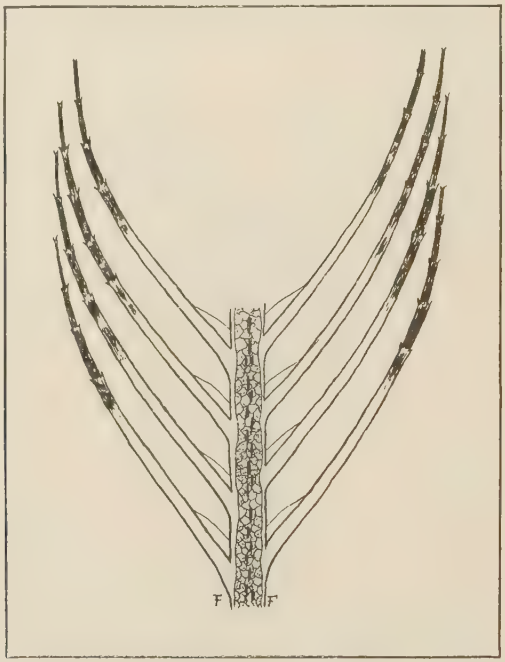


Abb. 6. *Lanius excubitor*. Teilstück aus einer hellgrauen Rückenfeder. Apikale Anordnung dunklen Radienmelanins. Vergr. 225-fach.

in auffallendem Licht erkennen. Es sei hier auf die Bedeutung dieser Anordnungsverhältnisse für Taxonomie und Einzelfederbestimmung hingewiesen! Die Ausdehnung des Melanins in den durch die Bezeichnung basal, medial und apikal gekennzeichneten Partien kann natürlich verschieden sein (Abb. 7). Je weniger Raum sie einnimmt, desto größer wird der Anteil anderer Färbungseinflüsse: Weiß-Reflex oder vorhandenes Lipochrom. Während ersterer in jedem Falle auftritt, habe ich Lipochrom-Einlagerung nur bei Typ 1 und 3 gefunden.

Bei Typ 1 handelt es sich in erster Linie um die Fruchttauben, bei denen olivgrüne Färbung unter Einfluß von Puder durch basale Anordnung dunkler Melanine und apikale Anordnung von Zooxanthin zustande kommt (Abb. 9). Die eben geschilderten Anordnungsverhältnisse können sich sowohl auf leichtlösliche wie auf schwerlösliche Melanine beziehen. Auch die sogen. Phaeomelanine können in der Radienspitze abgelagert sein (z. B. *Upupa epops* Brustfedern). Dagegen ist beim Auftreten von zwei verschiedenen Melaninen in demselben Federstrahl meist das leichtlösliche im Ramus und in der Radienbasis und das schwerlösliche in der Radienspitze angeordnet (Wildgraufärbung

Abb. 7. *Fringilla teydea*. Teilstücke aus: a hellgraublauer Bauchfeder, b blaugrauer Brustfeder, c dunkelaschblauer Rückenfeder. Die verschiedene Ausdehnung des apikal abgelagerten Radienmelanins bedingt die verschieden dunkle Färbung. Der blaue Farbeinschlag wird durch Blaustruktur im Ramus hervorgerufen. Vergr. 225-fach.

von Görnitz). Ich fand allerdings in den graublauen Kopffedern von Tauben, z. B. *Streptopelia turtur*, Kolben von hell goldgelbem und dunklem Melanin unmittelbar nebeneinander in den Radien abgelagert. Vielleicht wurden sie durch die Ausläufer zweier verschiedener Melanophoren in dieselben Radiuszellen eingelagert. Oder sie stammen aus derselben Bildungszelle und stellen Endphasen zweier verschiedener Melanogene dar.

Wenn bisher immer nur von der Melaninverteilung innerhalb eines Radius die Rede war, so sei jetzt noch kurz erwähnt, daß auch die

Radien untereinander Verschiedenheiten aufweisen können. Meist sind die Distalen Radien stärker pigmentiert als die Proximalen. Dies kann bis zum völligen Fehlen von Melanin in den letzteren führen, so daß nur die Distale Seite gefärbt ist. Besonders häufig kommt dies bei schwach pigmentierten Federn mit dichter Fahne vor. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung in der Ueberlagerung der Proximalen Radien durch die Distalen. In den verdeckten Strahlen ist ja vorhandenes Pigment für den färberischen Gesamteffekt nicht so wirksam wie in den oben liegenden.

Die Beteiligung des Melanins an verschiedenen Federfärbungen.

Wie bereits aus dem bisher Gesagten hervorgeht, werden durch regelmäßig in der Feder verstreutes Melanin fast alle lehmgelblichen, rostgelblichen, rostfarbenen, roströtlichen, rostbräunlichen, olivbräunlichen, bräunlichen und schwärzlichen Gefiederfarben hervorgerufen. Die Farbverschiedenheiten entstehen durch die verschiedene Eigenfärbung des Melaninfarbstoffes, durch seine verschieden starke Ablagerung am Pigmentträger und durch verschieden dichte Verteilung der Melaninkörner in den Federteilen. Bei teilweise unvollständiger, in bestimmter Weise angeordneter Melaninpigmentierung entsteht zusammen mit der strukturellen Weiß-Reflexion eine graue Mischfarbe, die je nach der Ausdehnung des Melanins heller oder dunkler ist; sie ist bei dunklem Melanin reingrau, bei rötlichem rotgrau (z. B. *Aramides ypecaha*). Oft wird dabei der Weiß-Reflex durch Puderstruktur verstärkt (siehe S. 511). Handelt es sich um schwach blau reflektierenden Puder, so tritt bei Melaninunterlage Graublau auf (Columbae). Zusammen mit gelbem Lipochrom erzeugt dunkles Melanin, wieder auf besondere Weise in den Federteilen angeordnet, olivgrüne Tönungen (Paridae u. a.). Rote und andere Lipochrome werden in ihrer Farbwirkung durch Melanin verdunkelt (Psittaci). Eine ausschlaggebende Rolle spielt das Melanin als Unterlagerung der Blaustruktur in den Ramusmarkzellen blauer Federn (siehe S. 477 ff.). Kommt dabei noch gelbes Lipochrom hinzu, dann tritt Grünfärbung auf (siehe S. 500), bei rotem Lipochrom Violett (siehe S. 506). Grünfärbung kann auch zustande kommen durch Ueberlagerung von Blaustruktur mit lehmgelbem Melanin (siehe S. 503), Violett durch Unterlagerung der Blaustruktur mit rötlichem Melanin (*Acryllium*, Coraciae, Halcyones, Ploceidae). Der Anteil des Melanins an der Schillerfärbung wurde durch Elsässer (8) und Rensch (38) dargelegt. Wir sehen also, daß das Melanin an den meisten Färbungen irgendwie beteiligt ist.

Diffus verteilte Farbstoffe.

Außer den in Körnerform abgelagerten Melaninen können an der Federfärbung diffuse (seltener schollig gestaltete) Pigmente beteiligt sein und gelbe, orangefarbene, rote und z. T. violette, grüne und blaue Farben erzeugen. Ein großer Teil von diesen wurde früher summarisch als Lipochrom bezeichnet. Kennzeichnend sollte sein die Löslichkeit in Alkohol und Narkotica und die sogen. Lipocyanreaktion, also die Umfärbung in Blau beim Behandeln mit konzentrierter Schwefelsäure. Diese Farbstoffgruppe hatte bereits auf Grund der Arbeiten von Krukenberg (27 28) eine gewisse Einteilung erfahren (gelb = Zooxanthin + Psittafulvin, rot = Zooerythrin usw.), und es war auch schon eine Anzahl von diffus verteilten Federfarbstoffen mit Sondernamen bedacht worden (Cotingin, Turacin, Phasianoverdin, Ptilopin u. a.). Nach den neuen exakten Untersuchungen Völkers (50–53) hat es den Anschein, daß sich unter dem Sammelnamen Lipochrom eine größere Zahl von Pigmenten verschiedener Konstitution und z. T. auch ganz verschiedenen Verhaltens verbirgt, die uns heute erst zum geringeren Teile bekannt sind. Es ist nicht meine Aufgabe, eine Darstellung dieser noch vieler aufklärender Arbeit bedürfenden Federpigmentgruppe zu geben. Es soll hier nur ein kurzer Abriß der färberischen Wirksamkeit dieser Stoffe und besonders ihrer Ablagerungsform gebracht werden, soweit dies zum Verständnis kombinierter Färbungen notwendig ist. Ich kann alle in dieser Hinsicht von Desselberger gemachten Angaben voll bestätigen. Desselberger brachte 1930 (7) eine ausgezeichnete Arbeit über den Ablagerungsvorgang des bei der Bildung an kleine Fettkügelchen gebundenen Lipochroms heraus. Dabei stellte er auch fest, daß Lipochromeinlagerung sich oft mehr oder weniger differenzierungshemmend auswirkt: Die Radienausbildung unterbleibt besonders an den Federspitzen, und der Ramus wird entsprechend verstärkt. Der Grad der Differenzierungshemmung geht parallel mit dem der Farbstoffkonzentration. Die Hemmung erstreckt sich nach meinen Beobachtungen auch auf die Ausbildung der Markzellen. Wir können sie sehr häufig bei stark lipochromatisch gefärbten Federn wahrnehmen (z. B. rote Kopffedern vom Grünspecht). Stark verbreiterte Rami lassen den Farbstoff besonders gut zur Geltung kommen (Abb. 8). Das Lipochrom ist also mehr ein „Ramuspigment". Wie weit diese differenzierungshemmende Wirkung innerhalb der Kategorie diffuser Farbstoffe verbreitet ist, kann man angesichts der Unsicherheit, an der ihre Zuordnung zu bestimmten Gruppen noch immer krankt, nicht ohne weiteres sagen. Vielleicht ist sie auf die echten Lipochrome beschränkt.

Desselberger wies außerdem darauf hin, daß die verschiedene Färbungsausbildung bei Lipochromen sehr stark von der Konzentration des Pigmentes abhängig ist. So kann dasselbe Lipochrom beim Stieglitz in dünner Konzentration Gelb, in dichter Orange und in sehr dichter Rot hervorrufen. Ich glaube, daß mit dieser Erscheinung eine Beobachtung zusammenhängt, die ich beim Schneiden von Federn zufällig machte. Dünne Querschnitte durch rote Federn überraschen meist durch den Mangel an wirklicher Rotfärbung. Der Farbstoff sieht orange mit mehr oder weniger gelblichem Einschlag aus. Durch die Feinheit der Mikrotomschnitte hat man gewissermaßen künstlich eine

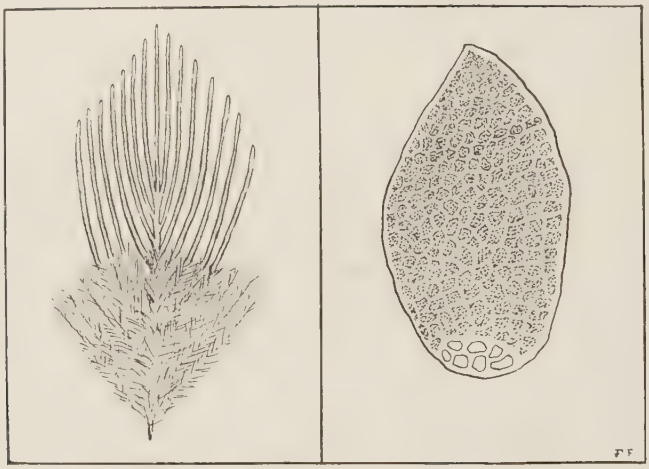


Abb. 8. *Picus viridis*. Rote Kopffeder. *Links* Totalansicht: Differenzierungshemmung durch starke Lipochromeinlagerung, in der Federspitze sind nur die Rami ausgebildet. Vergr. ca. 10-fach. — *Rechts* Querschnitt durch einen der Rami: Schollige Ablagerung orangefarbenen Lipochroms, daß die intensive Rotfärbung erzeugt. Ventral Markzellenrudimente. Vergr. 675-fach.

dünne Konzentrierung des Farbstoffes herbeigeführt. Bei gelben Federn kann man an sehr dünnen Schnitten manchmal kaum noch die gelbe Farbe erkennen, was zeigt, daß das Lipochrom in außerordentlich dünner Verteilung vorhanden ist und nur in dickerer Schicht zur Geltung kommt. Die seltsamste Ueberraschung bildeten für mich Schnitte durch schwarze Federn des Cotingiden *Xipholena lamellipennis*, die rot aussahen (bereits von Görnitz & Rensch (15) erwähnt!). Erhitzt man diese Federn, so verwandelt sich das Cotingin äußerlich in Rot, während es in Schnitten gelb aussieht. Die normale Konzentration des roten Cotinginfarbstoffes scheint hier so stark zu sein, daß durch fast vollständige

Absorption des auffallenden Lichtes Schwarzfärbung entsteht. — Bei Schnitten durch rote Federn kann man gleichzeitig erkennen, daß stark konzentriertes Lipochrom keineswegs diffus im Ramus verteilt ist, sondern in unregelmäßig zellig aussehenden, dicht nebeneinander liegenden Häufchen, die wohl mit den „Schollen" Desselbergers identisch sind. Als typisches Beispiel nenne ich die roten Scheitelfedern von Spechten (Abb. 8). Es könnte vermutet werden, daß bei *Picus viridis* der rote Farbstoff aus der Kopffeder und der gelbe aus der Rückenfeder identisch sind und sich nur durch ihre Konzentration unterscheiden. Diese Vermutung erhält eine Stütze durch das Vorhandensein einer rotrückigen Rasse des Grauspechtes (*Picus canus dedemi*), worauf mich Herr Prof. Stresemann aufmerksam machte. Dies würde dann auch bei vielen anderen scheinbar verschiedenfarbig (gelb-rot) ausgeprägten Lipochromen der Fall sein, wofür Götz (18) mehrere Beispiele anführt.

Die Ablagerung der Lipochrome und anderer diffuser Farbstoffe erfolgt meist im Ramus. Doch können auch die Radien ganz oder teilweise lipochromatisch pigmentiert sein. Ja, bei violetten Papageifedern sind es nur die Strahlen, die rot gefärbt sind und sich mit der Blaustruktur der Rami zu Violett kombinieren. Im Ramus ist stets nur die Rindenschicht mit diffusem Pigment durchsetzt, während die Markzellen und ihre Wandungen niemals von diesem erfaßt werden. Bei starker Lipochromeinlagerung (Rot) werden die Markzellen meist nur rudimentär oder gar nicht ausgebildet, so daß im Extremfalle der ganze Federast aus lipochromatisch gefärbter Rinde besteht (Abb. 8). Bei Kombination mit Melaninen sind diese oft in den Markzellen zu finden, während das Lipochrom und ähnliche Farbstoffe in der Rinde eingelagert sind (z. B. bei Grünfärbung auf Grundlage von Blaustruktur, siehe S. 500). In den Radien tritt in solchen Fällen

Abb. 9. *Treron vernans*. a Radien aus einer grünen Rückenfeder mit basal abgelagertem dunklen Melanin und apikal abgelagertem gelben Lipochrom (punktiert). — b *Parus major*. Radien aus olivgrüner Rückenfeder mit apikal abgelagertem dunklen Melanin und basal abgelagertem gelben Lipochrom (punktiert). Vergr. 225-fach.

eine regionale Scheidung beider Pigmentarten ein. Meist liegen die Melanine in der Radienspitze und die Lipochrome in der Radienbasis und im Ramus (Abb. 9b). Der umgekehrte Fall tritt bei solchen Gruppen ein, bei denen die Melanine immer basale Anordnung einhalten. So ist bei grünen Fruchttaubenfedern die verbreiterte Radienspitze lipochromatisch gelb und die Radienbasis dunkel eumelanotisch gefärbt (Abb. 9a). Bei dunkelgrünen Federn von Fruchttauben (*Ducula forsteni*, *Ptilinopus speciosus*, *viridis*, *luteovirens*) ist über dem basalen Melanin Grünschiller ausgebildet, während die Radienspitzen durch gelbes Lipochrom pigmentiert sind.

Die Beteiligung der Lipochrome an verschiedenen Federfärbungen.

Lipochromatische Färbung ruft gelbe, orangefarbene, rote, seltener grüne, blaue oder violette Tönungen hervor. Diffuser Gelbfarbstoff läßt kombiniert mit dunklem Melanin Olivgrün entstehen, das je nach Ablagerungsdichte und Verteilung der beiden Färbungsfaktoren verschiedene Ausprägung erhält. Melaninbeigabe zu rotem Lipochrom verdunkelt die Rotfärbung (*Psittaci*). Zusammen mit untergelagerter Blaustruktur bestreitet gelbes Lipochrom die weit verbreitete Grünfärbung (S. 500). Wenn Blaustruktur mit orangefarbenem oder rotem Lipochrom zu sammenwirkt, ergibt sich Violett (S. 506). Ferner kann gelbes Lipochrom bei Fruchttauben grüne Schillerfärbung unterstützen (*Ducula forsteni*, *Ptilinopus speciosus*, *viridis*, *luteovirens*).

Die Färbung der Vogelfeder durch ihre Struktur.

Allgemeine Reflexions- und Brechungserscheinungen an der Vogelfeder. — Die Entstehung der Weißfärbung.

Da es außerordentlich schwierig ist, die Reflexions- und Brechungserscheinungen an der Vogelfeder genauer zu untersuchen, kann ich im Rahmen meiner Arbeit auf diese Frage nur oberflächlich eingehen. Die Schwierigkeiten, die einer gründlichen Untersuchung im Wege stehen, liegen vor allem in der unbekannten Konstitution des Keratins und in der geringen Größenordnung und dabei doch vielfältigen Gestalt der Strukturelemente der Feder begründet. Ganz allgemein gelten natürlich auch hier die elementaren Gesetze von Reflexion und Brechung. Die aus dem Medium Luft kommenden Lichtstrahlen treffen auf ein Medium mit anderem Brechungsexponenten, das Horn der Feder. Sie teilen sich an der Grenzfläche in zwei Komponenten, von denen die

eine gebrochen in das Horn eindringt, während die andere in die Luft zurückgeworfen wird (Abb. 10). Dabei ist der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel. Der Brechungswinkel wird durch die Formel $\sin r = \frac{n_a \cdot \sin i}{n_b}$ bestimmt, wobei r der gesuchte Brechungswinkel, i der bekannte Einfallswinkel, n_a der Brechungsexponent des ersten Mediums (Luft), n_b der des zweiten (Keratin) ist. Da die Brechungsexponenten (nach Meyer 22) für die Luft ~ 1, für Horn $\sim 1{,}52$ sind, können wir die Formel konkreter fassen: $\sin r = \frac{1 \cdot \sin i}{1{,}52}$. Die an der Vogelfeder auftretende Reflexion müssen wir im Hinblick auf die geringe Größenordnung der Einzelteile und die damit verbundene Verschiedengestaltigkeit der Gesamtoberfläche als eine diffuse bezeichnen. Abgesehen von besonders gestalteten Strukturen, auf die wir noch zu sprechen kommen werden, gibt es an der Feder keine größeren Flächen, die durch einheitliche Lage zum einfallenden Lichte einheitliche Reflexionsbedingungen entstehen lassen. Im Gegenteil, die Oberflächenkrümmungen von Schaft, Ramus und Radius zerstreuen das Licht in alle nur möglichen Richtungen. Dadurch jedoch, daß die seitlich und nach unten geworfenen Strahlen mit größter Wahrscheinlichkeit an benachbarten Federteilen erneut reflektiert werden, wird erreicht, daß letzten Endes doch ein sehr großer Prozentsatz des reflektierten Lichtes in die über der Feder liegende Luft zurückgelangt und so einem Beschauer sichtbar wird. Auch die in die Keratinmasse eingedrungenen Lichtmengen werden, so weit sie nicht vom Horn oder vom Pigment absorbiert werden, zu einem Teil durch wiederholte Reflexionserscheinungen in die ursprüngliche Ausgangsrichtung zurückgeworfen. Man muß außerdem die sehr verschieden beschaffene Oberfläche der Radien und der Rami berücksichtigen, die entweder glatt ist und dann besonders gut reflektiert oder rauh oder gar körnig, zur Puderstruktur übergehend, gestaltet ist und in sich bereits Erscheinungen diffuser Reflexion zeigt.

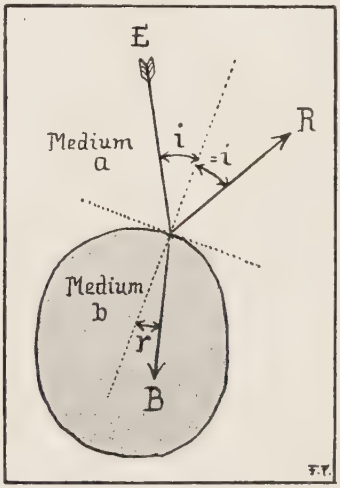


Abb. 10. Schema der optischen Vorgänge an einem Ramusquerschnitt. E = einfallender, R = reflektierter, B = gebrochener Strahl, i = Einfalls-, r = Brechungswinkel. Medium a = Luft, Medium b = Keratin.

Zu allem kommt noch hinzu, daß die einzelne Feder nicht isoliert liegt, sondern von vielen benachbarten umgeben ist. Von einer Feder endgültig abgegebene Strahlen werden also von anderen weiter reflektiert werden können. So stellt die Gesamtheit des Vogelgefieders eine uneinheitliche Oberfläche mit diffuser Reflexion dar. Auf diese Tatsache haben bereits Bancroft und Mitautoren (2) hingewiesen.

Die vom Beschauer wahrgenommene Farbe einer diffus reflektierenden Oberfläche ist Weiß. Tritt also kein lichtabsorbierendes Pigment in der Feder auf, so muß diese als Eigenfärbung auf Grund ihrer Struktur Weiß aufweisen. Sobald wir aber eine weiße Feder in Kanadabalsam einbetten, verschwinden die geschilderten Reflexionserscheinungen, weil kein wesentlicher Unterschied zwischen dem Brechungsexponenten des Horns und dem des umgebenden Mediums mehr besteht. Reflexion kann sich jetzt nur noch an Brechungsunterschieden innerhalb der Feder abspielen, z. B. an den luftgefüllten Markzellen der Federäste. Die Nichtbeachtung dieser Erscheinung verleitete anscheinend Görnitz (13) zu der Behauptung, daß die weiße Federfarbe durch die in den Rami eingelagerte Luft zustande käme. Dies ist in der von Görnitz gewählten Formulierung falsch. Selbstverständlich treten auch im natürlichen Zustand an der Oberfläche der Markzellen Reflexionserscheinungen auf, die von der ins Horn eingedrungenen Teilkomponente der Lichtstrahlen herrühren. Da diese von Horn auf Luft treffen, also auf ein dünneres Medium, kann unter bestimmten Einfallswinkeln sogar Totalreflexion zustandekommen. Der kritische Winkel ist für Horn/Luft 41° 12′, vom Lot auf die Auftreffebene aus gerechnet. Alle Strahlen, die mit größerem Winkel, also schräger auftreffen, werden in voller Intensität reflektiert. Die lufthaltigen Markzellen können also u. U. die Oberflächenreflexion an der Feder verstärken. Es ist aber nicht so, daß nur sie allein die Ursache der weißen Strukturfarbe sind; im Gegenteil, auch wenn keine Markzellen ausgebildet sind, sieht eine Feder auf Grund ihrer diffusen Oberflächenreflexion immer weiß aus, wenn keine Pigmenteinlagerung vorhanden ist. Die weißen Bauchfedern des Haubentauchers z. B., die für jeden Feldornithologen durch ihre leuchtende Reinheit ein Begriff sind, lassen bei mikroskopischer Betrachtung in ihren distalen, also als weiß in Erscheinung tretenden Teilen kaum Lufteinlagerung erkennen.

Welche optischen Vorgänge spielen sich nun beim Auftreten von Pigmenteinlagerung ab? Wir wissen, daß Farbstoffe nur bestimmte Wellenlängen reflektieren, während die übrigen Anteile des einfallenden Lichtes ausgelöscht, d. h. durch innere Vorgänge in andere

Energieformen umgewandelt werden (z. B. in Wärme: dunkle Körper erwärmen sich durch Sonnenbestrahlung mehr als helle!). Je mehr Pigment in der Feder eingelagert wird, desto größer ist die Absorption des Lichtes. Wir müssen uns vorstellen, daß der auf die Feder fallende Lichtstrahl nicht unmittelbar an der Oberfläche reflektiert, bezw. gebrochen wird, sondern zunächst etwas in das Keratin eindringt und so mit direkt unter der Oberfläche vorhandenem Pigment in Berührung kommt. Dies wird wahrscheinlich bei „intensiv" gefärbten Federn, also solchen mit dichtester Pigmenteinlagerung der Fall sein, wo fast alles Licht der absorbierbaren Wellenlängen vernichtet wird. Tiefer unter der Oberfläche gelagerte Farbstoffe werden nur von der gebrochenen Komponente des Lichtes erreicht werden.

Die Form der Federbestandteile und ihr Einfluß auf die Färbung.

Die Ramusform.

Von großer Bedeutung für die Wirkung einer Färbung ist die Form der Federäste. Es gibt über diesen Gegenstand in der Literatur eine Anzahl von Andeutungen, von denen ein Teil irrtümliche Auffassungen verrät, aber keine eingehendere Darstellung. Um es gleich vorwegzunehmen: Die Form des Ramus, besonders die seiner Oberfläche, kann zwar einer Pigment- oder Strukturfarbe zu bestimmter Wirkung verhelfen, sie kann mitunter sogar einen modifizierenden Einfluß auf die Farbe selbst ausüben, sie kann aber nicht, wie z. B. Haecker (11) andeutet, einen bestimmten neuen Farbton durch eine besonders gewölbte Oberfläche hervorbringen. Im allgemeinen spielt der Ramus beim Zustandekommen der Färbung nicht die übergeordnete Rolle, weil die Radien als Hauptträger der Melanine den wesentlichen Anteil daran haben. Wenn dagegen die Federäste als wesentlichster Färbungsfaktor auftreten, erfahren auch sie meist eine besondere Gestaltung. Wir sahen dies bereits bei der Darstellung lipochromatischer Färbungen. In erhöhtem Maße gilt dies für die blaue und die von dieser abzuleitende grüne und violette Färbung der Vogelfedern. Hier wird der Ramusbau, wie später eingehend dargestellt wird, in vielfältiger Weise modifiziert, um der Farbe eine besondere Wirksamkeit zu verleihen. Die Radien werden in derartigen Fällen als für die Färbung unwesentliche Bildungen in ihrer Entwicklung gehemmt, in erster Linie wohl, weil das Zellmaterial zum Aufbau der vergrößerten Rami Verwendung findet. Ganz grob gesehen, können wir drei wesentliche Formgebungen der Federäste feststellen, die im folgenden besprochen seien.

1. Der lichtzerstreuende Ramus.

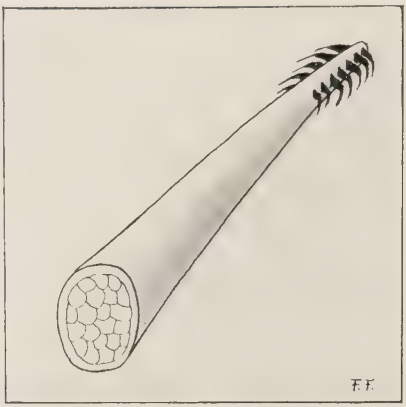


Abb. 11. Schema eines lichtzerstreuenden Ramus mit gleichmäßig gekrümmter Oberseite. Im Queranschnitt sind Markzellen sichtbar, an der Wurzel Radien, die in diesem Falle im apikalen Teil fehlen.

Jeder Ramus mit konvex gekrümmter Dorsaloberfläche verkörpert diesen Typ (Abb. 11). Durch diese Krümmung wird eine Zerstreuung auffallenden Lichtes, also eine ziemlich stumpfe, keine Effekte aufweisende Ausprägung von Pigment- oder Strukturfarbe erzielt. Am vollkommensten wird dies bei annähernd hufeisenförmiger Oberflächenkrümmung erreicht. Der Zerstreuungstyp ist die bei weitem häufigste Form der Federäste und findet sich bei allen Vogelgruppen. Zu den zwei weiteren Typen finden wir sowohl im Bau wie in der Wirkung Uebergänge.

2. Die Glitzerstruktur.

Bei der Durchsicht der Literatur findet man seltsamer Weise kaum etwas über eine sehr auffällige Strukturbildung, die ein mehr oder weniger starkes Glitzern des Gefieders hervorruft. LADEBECK (33) beobachtete zuerst bei Hühnern eine besondere Ramusgestaltung, von der er sagt: „Auf eine besondere Querschnittform der Rami muß ich hier noch eingehen, die sich in den radienlosen Rami-Enden der Hals-, Kopf- und Rückenfeder, vor allem der Hähne findet und hier den Lackglanz dieser Federteile hervorruft. Diese Rami haben im Querschnitt die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, über dessen Basis ein Halbkreis errichtet ist.“ Es sei hier gleich die von LADEBECK falsch gewählte Charakterisierung der beobachteten Erscheinung richtiggestellt. Es handelt sich keinesfalls um Lackglanz. Wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, muß man unter Lackglanz einen bei verschiedenem Lichteinfalls- und Betrachtungswinkel gleichartigen Effekt verstehen, welcher durch eine funktionswichtige Verbreiterung der Rami hervorgebracht wird. Die jetzt zu untersuchende Erscheinung ist zwar morphologisch ähnlich, funktionell indessen gänzlich anders. Denn einmal finden wir bei der Glitzerstruktur keine Drehung der Federäste und zum anderen ist die erzielte Wirkung je nach dem Standpunkt des

Betrachters verschieden. Bei genau senkrechter Aufsicht auf das Gefieder macht dieses einen stumpfen seidigen Eindruck; blickt man dagegen von der Seite, dann gewahrt man unzählige Lichtreflexe von höchster Intensität. Beim Hin- und Herdrehen eines mit dieser Struktur versehenen Balges, was den Bewegungen des Vogels entsprechen würde, erfolgt ein dauernder Wechsel von Aufleuchten und Erlöschen der Einzelreflexe. Eine solche Erscheinung, die wir z. B. an einem Kronleuchter aus Kristall zu sehen gewohnt sind, nennt man Glitzern, und so sei auch bei der Vogelfeder dem Vorschlag Prof. Stresemanns folgend von Glitzerstruktur gesprochen. Der von Ball (1) gebrauchte Ausdruck high-light ist zu allgemein gewählt. Dieser Autor beschreibt 1933 wiederum von Hühnerrassen die in Rede stehende Erscheinung. Er weiß jedoch ebenso wie Ladebeck nichts von ihrem weiteren Vorkommen zu berichten. Von Interesse ist, daß er den spezialisierten Ramusbau für einen bei verschiedenem Beleuchtungs- und Betrachtungswinkel veränderten Farbeindruck der Feder verantwortlich macht.

Der Bau der Glitzerstruktur. — Schon bei der Betrachtung mit schwacher Vergrößerung (am besten mit dem Binokular) kann man den wesentlichen Bau der Glitzerfedern erkennen. Als Objekt wählen wir eine Nackenfeder des Paradiesvogels *Paradisaea apoda*. In den distalen Teilen der Feder sind die basalwärts völlig normalen Rami durchweg unter Verlust ihrer Radien zu breiten, dünnen Blättern umgestaltet, deren Schmalkanten sich vom Beschauer gesehen oben und unten, also dem Körper zu- bezw. abgewandt befinden (Abb. 12 links). Zur Charakterisierung ihres Querschnitts ist der von Ball (1) gebrauchte Vergleich mit einem Messer sehr zutreffend. Der ventrale dickere Teil entspricht dem Rücken, der dorsale dünnspitze der Schneide. Die breiten, glatten Seitenflächen sind es, welche den intensiven Glitzerreflex hervorbringen. Dieses Bauprinzip haben alle Glitzerrami. Es

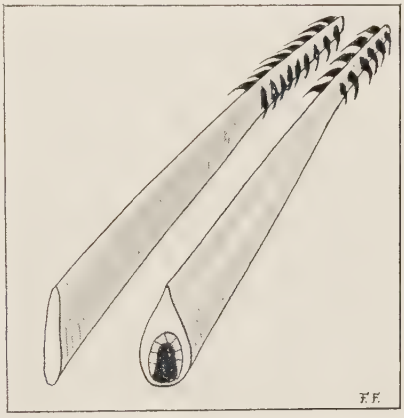


Abb. 12. Schema der Glitzerstruktur mit verbreiterten, schmalhoch gestellten Rami. Links optimale massive Ausbildung, rechts der Typ grüner Glitzerrami mit Blaustruktur und lipochromatisch gefärbter Rindenschicht. An der Wurzel die (apikal nicht ausgebildeten) Radien.

wird jedoch im einzelnen modifiziert. Man kann, wenn man eine Einteilung vornehmen will, drei Typen unterscheiden, einen etwas breiteren, der ventral Markzellen ausbildet, einen komplizierteren, der diese Markzellen zu Kästchen- und Pigmentzellen umgestaltet hat, also Blaustruktur besitzt (Abb. 12 rechts) und einen dritten extrem schmalen, der aus massivem Horn besteht und keine Markzellen aufweist (Abb. 12 links). Alle drei Gruppen sind mit dem Mikrotom verhältnismäßig schwer zu schneiden, am schlechtesten die dritte, da solche Rami trotz ihrer Dünne eine massive Hornmasse darstellen, wie sie sonst bei Ramusquerschnitten nicht vorkommt. Die von mir bevorzugte seitliche Schnittrichtung, die einen Ramus nach dem anderen trifft, ist hier gerade fehl am Platze, da man bei frontaler Schnittführung bedeutend weniger Widerstand zu überwinden hat. Eine derartige Massierung des Keratinmaterials pflegt immer auf Kosten der Radienausbildung zu gehen, wie wir schon oben sahen. Umgekehrt stellen die messerartig gebauten Rami eine optimale Bauform zur Aufnahme senkrechter Belastung dar und benötigen keinerlei stützender Verbindung durch Radien. Die Querschnitte weisen unterschiedliche Maße von Höhe bezw. größter Breite auf: Typ 2: *Calospiza chilensis* Kopffeder 128 × 48 μ; *Calyptomena viridis* 95 × 40 μ. — Typ 3: *Paradisaea apoda* Nackenfeder 183 × 25 μ; *Pipra fasciicauda* Rückenfeder 32 × 7,5 μ.

Einen gewissen Anteil am Zustandekommen der Glitzerwirkung muß man der nachbarlichen Anordnung der Glitzerrami zuschreiben. Liegen diese zu weit auseinander, so kann der Glitzer wenig zur Geltung kommen: *Todus subulatus* Rückenfeder. Dasselbe ist der Fall, wenn die Federäste so dicht gelagert sind, daß ihre Seiten sich berühren, z. B. bei *Callospiza chilensis* Kopffeder. Dann beschatten sich die Rami gegenseitig und lassen keinen reflektierbaren Lichteinfall zu. Außerdem sind auf diese Weise dem Beschauer die Seiten der Federäste unsichtbar. Die größte Wirkung wird erzielt, wenn die einzelnen Glitzer rami so nebeneinanderliegen, daß einerseits ihre Seitenflächen gut beleuchtet und sichtbar sind, andererseits der Abstand aber nur so groß ist, daß bei schräger Betrachtung keine Lücken zwischen den Rami bemerkbar sind (*Paradisaea apoda*, *Cicinnurus regius* u. a.).

Es muß hier noch darauf hingewiesen werden, daß die den Glitzerfedern zukommende radienlose Bauweise natürlich nur an Deckfedern auftreten kann, da sie bei Flugfedern dem Bedürfnis nach möglichster Luftdichtigkeit zuwiderlaufen würde. Deshalb ist die Glitzerstruktur stets an Kopf-, Nacken-, Rücken-, Bürzel-, Kehl-, Brust- oder Bauchgefieder gebunden.

Pigmentierung der Glitzerfeder. — Glitzerfedern sind meistens pigmentiert oder wirken, da an ihnen keine diffuse Reflexion auftritt, nie rein weiß. Als Pigmente kommen sowohl Melanine wie Lipochrome und andere diffus verteilte Farbstoffe vor, doch ist die Bevorzugung der letzteren augenfällig. Das hängt wohl damit zusammen, daß Melanine mehr „Radienpigmente" sind, während man die Lipochrome und die ihnen in der Ablagerungsform ähnlichen Farbstoffe als „ramusfreundlicher" bezeichnen könnte. Ich möchte auch hier nochmals auf die Beobachtung hinweisen, daß sehr oft mit einer ausschließlichen, starken Ausbildung von Lipochrom eine verstärkte Ausbildung des Ramus und eine gleichzeitige Reduzierung der Radien Hand in Hand geht (*Picus* etc.). Wir sahen aber, daß dieselben Verhältnisse bei der Glitzerstruktur bestehen, wo ebenfalls die Radien zugunsten des Ramus ausfallen. Diese Analogie scheint Struktur und Pigment gewissermaßen zusammenzubringen. Ferner muß das ausschließliche Vorkommen des Glitzers in tropischen Breiten berücksichtigt werden, das mit einer optimalen Lipochromausbildung parallel läuft. Man könnte sogar so weit gehen und vermuten, daß vermehrte starke Ausbildung von Lipchrom verstärkte Ausbildung des Ramus zur Folge hat, der dann in den in Rede stehenden Fällen messerförmig gestaltet wird. Für diese Annahme spräche vor allem eine auffällige Beobachtung: Blaue Federn glitzern nur selten (*Calyptomena*), grüne dagegen überaus häufig. Intensive Grünfärbung wird auf der Grundlage von Blaustruktur durch eine Ueberlagerung mit der gelb-lipochromatisch pigmentierten Rindenschicht des Ramus erzeugt (S. 500). Gerade lebhaft grüne Federn bilden den Typ 2 der Glitzerstruktur, bei dem die eben erwähnte Rindenschicht zu einem der Blaustruktur aufgesetzten Kegel geformt ist. Eine derartige Kausalverbindung zwischen Pigmentierung und Struktur wäre insofern sehr interessant, als Rensch (38) das Zustandekommen der Schillerstruktur ebenfalls durch vermehrte Pigmentablagerung, in diesem Falle von Melanin, erklären wollte. Gegen eine Korrelation von Lipochromablagerung und Glitzerstruktur sprechen aber erstens das Vorkommen von schwach gefärbten Glitzerfedern (*Paradisaea apoda*) und zweitens die Fälle von Melaninpigmentierung der Glitzerstruktur (*Gallus*). Außerdem ist die Ablagerung von Lipochrom nicht mit der des Melanins zu vergleichen, da ersteres das Horn nur mehr oder weniger stark anfärbt, während letzteres im Horn eingelagert ist und bei verstärkter Ausbildung mehr Raum einnimmt. Ueberhaupt entspricht eine derartig einfache mechanistische Erklärung wohl kaum mehr dem Stande unseres Wissens und unserer heutigen Anschauungen.

Verbreitung der Glitzerstruktur. — Die Glitzerstruktur der Vogelfeder ist sehr weit verbreitet, aber vorwiegend in wärmeren Breiten der Erde ausgebildet. Als systematische Gruppen, bei denen Glitzer vorkommt, sind zu nennen: Galli, Todi, Picoidea (Rhamphastidae, Capitonidae, Picidae), Passeres (Eurylaemidae, Pittidae, Pipridae, Paradisaeidae, Nectariniidae, Tanagridae).

3. Die Lackstruktur.

Zur Erzielung einer gleichmäßigen Lackwirkung findet immer eine Flächenvergrößerung der Ramusoberseite durch Abplattung und Verbreiterung statt. Das auffallende Licht wird dann gleichmäßig und intensiv zurückgeworfen, wodurch die Federfarbe einen zusätzlichen Lackglanz erhält. Der Lackglanz verändert sich im Gegensatz zum Glitzer bei wechselnder Betrachtung oder Beleuchtung nicht wesentlich, da er im günstigsten Falle einen ebenen Spiegel darstellt, auf den oberseits von allen Seiten Licht auftrifft und der deshalb auch nach allen Seiten hin reflektiert. Manchmal sind die verbreiterten Rami zur Erhöhung des Lackglanzes so dicht aneinander gelagert, daß die Federspitze eine einzige spiegelnde Oberfläche bildet (S. 498). In einem Falle wachsen die Federäste sogar völlig zusammen und bilden ein einziges glänzendes Blättchen (*Pteredophora alberti*, Tafel III 10). Radienausbildung unterbleibt meist.

Abb. 13. Schema der Lackstruktur mit verbreitertem, oberseits abgeplattetem Ramus. Im Queranschnitt sind die Kästchenzellen der Blaustruktur sichtbar, an der Wurzel die Vierteldrehung des Ramus um seine Längsachse und die apikalwärts nicht ausgebildeten Radien.

Die Verbreiterung des Feder-Ramus zur Erzielung von Lackglanz erfolgt in ähnlicher Weise wie die Verbreiterung der Radien bei der Schillerstruktur, über die wir durch ELSÄSSER (8) und RENSCH (38) unterrichtet sind. Mit der Verbreiterung geht bei Schillerradien in den basalen Radienteilen eine Drehung von 90° um die Längsachse Hand in Hand, so daß die verbreiterte Seite — sie ist morphologisch wirklich die Seite — nach oben gedreht wird und in voller Ausdehnung färberisch wirksam sein kann. Es ist bisher unbekannt geblieben, daß die Verbreiterung

lackglänzender Rami ebenfalls mit einer Vierteldrehung um die Längsachse verbunden ist (Abb. 13). Diese kann in verschiedener Entfernung von der Basis der Federäste vor sich gehen. Sie erfolgt so, daß die Ramusoberseite sich vom Federschaft entfernt und die Unterseite sich zur Federmitte hinwendet. Auf der von der Basis her gesehen linken Federhälfte finden wir also einen Linksdrall, auf der rechten Seite einen Rechtsdrall. Es gibt aber auch Federn, bei denen die Drehung umgekehrt vonstatten geht, wie wir aus dem Querschnitt von *Pitta granatina* (Abb. 26 b) erkennen können. Hier scheint die bei dieser Art an allen Deckfedern ausgebildete Glitzerstruktur eine Umwandlung durch langsame Drehung der Rami um ihre Längsachse erfahren zu haben. An und für sich sind Lack- und Glitzerstruktur ja dieselbe Erscheinung; sie entstehen beide durch seitliche Abplattung und Erhöhung des Ramus-Querschnittes, nur daß bei der Lackstruktur die beschriebene Vierteldrehung erfolgt.

Der Lackglanz ist hervorragend bei blauen, z. T. auch bei violetten Federn ausgebildet. Man denke z. B. an die Oberseite der männlichen *Irena*, die lackblauen Farben vieler Pittiden, die violettblauen Nackenfedern von *Momotus momota* u. a. m. Im allgemeinen ist er aber wenig verbreitet.

Die Radiusform.

Ebenso wie die Form der Federäste kann die Form der Strahlen große Bedeutung für die Färbung des Vogels haben. Auch an dieser Stelle muß betont werden, daß durch Radienstrukturen die Federfarben nur modifiziert werden können. Dies kann jedoch in äußerst mannigfaltiger Weise geschehen, und viele besonders wirksame Gefiederfärbungen verdanken ihren Charakter der Radiengestalt.

1. Schmal- und Breitstellung des Radius.

Der Radius einer Deckfeder ist meist so zum Körper orientiert, daß von oben nur seine Dorsalkante sichtbar ist. Die nicht besonders breit ausgebildete Basallamelle ist nur an der Radienbasis erkennbar und weist apikalwärts infolge einer leichten Drehung des Strahles um seine Längsachse senkrecht nach unten. Einen wesentlichen Anteil an der Färbung kann also nur die Dorsalkante haben. Bei Federn dieser Bauart, die schon äußerlich durch ihr lockeres Gefüge kenntlich sind, weist die Basallamelle vielfach keine oder nur geringe Pigmentierung auf. Die Melaninkörnchen sind in der dorsalen Radiuskante konzentriert. Da zwischen den Radien einer Feder immer erhebliche Lücken bestehen,

ist es einleuchtend, daß die von den Strahlen hergestellte farbgebende Fläche ziemlich klein ist und bei weitem nicht der Fläche der ganzen Feder gleichkommt (Abb. 14 a).

Unterbleibt nun die eben erwähnte Radiendrehung, so ist die Basallamelle in ganzer Ausdehnung von oben sichtbar und trägt damit ebenfalls zur Färbung bei. Man kann wohl behaupten, daß sie in diesem Falle auch meist pigmentiert ist. Schon hierdurch wird eine erhebliche Vergrößerung der farbgebenden Fläche erzielt (Abb. 14b). Obendrein kann sich die Basallamelle so sehr verbreitern, daß die Dorsalkante eines Federstrahles über der Lamellenkante seines basalwärtigen Nachbarn liegt und die Radien dann eine ununterbrochene farbgebende Fläche bilden Wir können dies sehr oft an intensiv melanotisch gefärbten Federn beobachten. Der apikale Teil des Radius (Pennulum) ist dann meist zugunsten des basalen erheblich verkürzt. Wie ELSÄSSER (8) und RENSCH (38) dargestellt haben, findet dieses Bauprinzip den Höhepunkt seiner Ausprägung bei der Schillerfärbung, wo die Breitstellung der Radien durch nochmalige Drehung um 90° herbeigeführt wird.

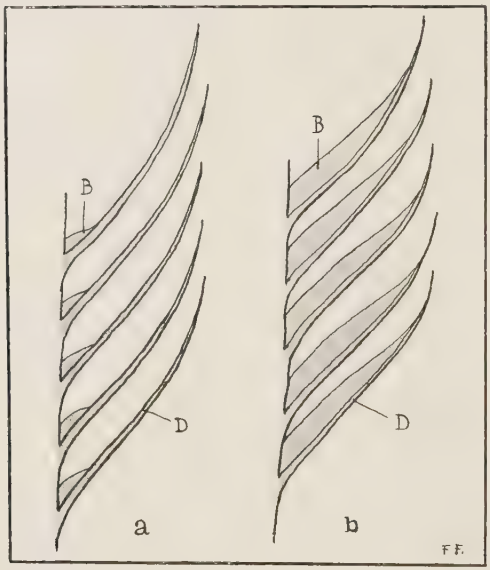


Abb. 14. Schema schmalgestellter (a) und breitgestellter (b) Radien. D = Dorsalkante, B = Basallamelle.

2. Die Seidenstruktur.

Die Seidenstruktur wurde 1923 von RENSCH (36) beschrieben, der sie an der gelben Bauchfeder des Glanzstares *Cosmopsarus regius* und bei *Parotia sefilata* ausgebildet fand. Der seidige Eindruck des Gefieders entsteht durch „sehr lange, dünne Radien von 4,5 μ Dicke, die annähernd parallel verlaufen und am distalen Ramusende besonders dicht liegen". „Länge, Schmalheit, Hakenlosigkeit und die parallele Lagerung der Radien" sind ausschlaggebend für das Zustandekommen von Seidenglanz.

3. Die Samtstruktur.

Auch die Samtwirkung ist eine Folge besonderer Radienstruktur, wie Rensch 1923 (36) ebenfalls nachweisen konnte. Ihr Prinzip ist die weitgehendste Vermeidung reflektorisch wirksamer Flächen. Im einfachsten Falle geschieht das durch Senkrechtstellung der ganzen Feder, deren Teile ebenfalls alle senkrecht ausgerichtet sind. Man sieht also immer nur die Spitzen der Rami und Radii, welche die geringste Flächenausdehnung haben. Rensch fand diese Bauverhältnisse unter anderem im Brustpolster von *Paradisaea apoda augustae-victoriae* und auch an den Nackenfedern von *Anas crecca*. Bei einigen Tanagriden und Nectariniiden fand er die Samtwirkung dadurch hervorgerufen, daß die Schmalseite der basal verbreiterten Radien nach oben gerichtet war. In anderen Fällen sind die Strahlen erheblich umgestaltet. Jede der verbreiterten apikalen Radiuszellen trägt einen langen, dorsal gerichteten Dorn. Diese kammartigen Radien liegen dicht nebeneinander und sind so gegen den Ramus geneigt, daß die Spitzen ihrer Fortsätze dem Beschauer entgegengerichtet sind und keine Reflexion stattfinden kann (z. B. bei Rückenfedern von *Loria loriae* und *Parotia sefilata*).

4. Die Filzstruktur.

Eine merkwürdige Strukturausbildung, bei der nur die Radien zu färberischer Wirksamkeit gelangen, findet sich beim Silberpirol (*Oriolus mellianus*) aus Süd-China. Der Vogel wurde von Stresemann beschrieben und von Desselberger auf Strukturbesonderheiten untersucht (47). D. erkannte zunächst, daß die Federn der weißen Unter- und Rückenseite von *O. mellianus* dünne pigmentlose Radien mit langen, parallel zu diesen verlaufenden Dornen haben, während die roten Gefiederteile des verwandten *O. trailli* dicke, hakenlose und mit rotem Lipochrom gefärbte Radien besitzen. Er verglich dann die Farbwirkung bei *mellianus* mit dem von B. Rensch (36) beschriebenen Seidenglanz. Dieser Vergleich ist jedoch unrichtig, da Rensch als Charakteristikum

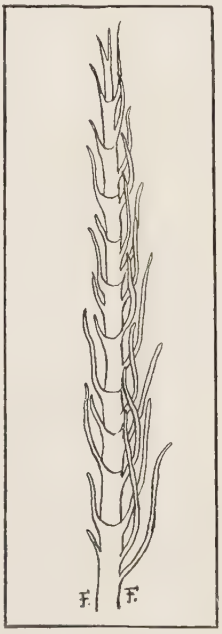


Abb. 15. *Oriolus mellianus*. Apikaler Teil eines Radius aus der Federspitze. Filzstruktur mit optimal ausgebildeten Radienfortsätzen. Vergr. 533-fach.

der Seidenstruktur die Hakenlosigkeit der dünnen Radien angegeben hat, während *Oriolus mellianus* eine Höchstausbildung von Radienfortsätzen aufweist. (Abb. 15.) Außerdem ist die Gefiederwirkung dieses Pirols nicht als seidig, sondern als filzig zu bezeichnen, sowohl beim Anblick wie auch beim Befühlen. Ich nenne die Struktur deshalb Filzstruktur. Das Wesen der Filzstruktur ist die vermehrte Ausbildung dünner, parallel gerichteter Radien, die ihrerseits wieder auf beiden Seiten viele fadenartige, ebenfalls annähernd parallel laufende Fortsätze aufweisen und allein die Färbung des Gefieders bestreiten. Die lipochromatisch rot gefärbten Rami, die an der Federbasis noch sichtbar sind, werden in den distalen Partien völlig von den Radien verdeckt. Es tritt hier also der seltsame Fall ein, daß eine Färbung gut ausgebildet ist, aber durch Ueberlagerung mit anderen Federbestandteilen unsichtbar gemacht wird. Die filzartige Silberfärbung von *Oriolus mellianus* wird demnach durch Auflösung der Gefiederoberfläche in feinste, aus den Radien und ihren Fortsätzen bestehende Teile erzielt. Die Dicke der Radien ist in der Mitte ca. 10 μ, die der Fortsätze 1,5—2 μ, während deren Länge bis zu 100 μ betragen kann.

5. Partielle Radienlosigkeit.

Eine besondere Federstruktur, über die bisher noch nichts bekannt wurde, kann manchmal zu färberischer Bedeutung gelangen. Es handelt sich um eine mangelhafte Differenzierung der distalen Federpartien, die sich im Fehlen von Radien äußert. Ich möchte betonen, daß es sich bei der in Rede stehenden Erscheinung nicht um Abnutzung handelt. Untersuchen wir z. B. die rötlichgraue Brustfeder eines Erpels von *Anas penelope*, so finden wir, daß an der Spitze keine Radien ausgebildet sind (Abb. 16). Der Radienschwund erfaßt von der Basis aus gesehen zuerst die Distalen und dann die Proximalen Strahlen. Da nun gerade die Federspitzen beim

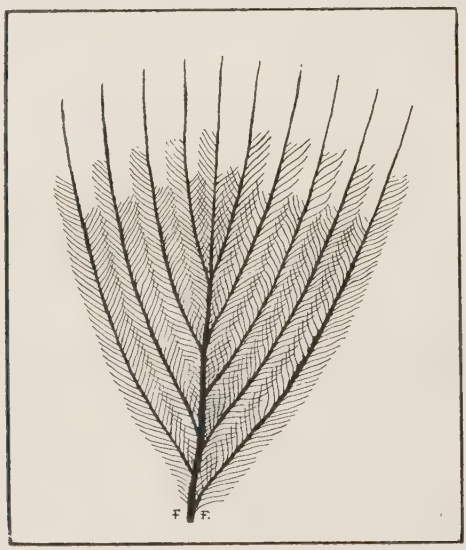


Abb. 16. Schema der partiellen Radienlosigkeit. An der Federspitze fehlen zunächst die Distalen, dann auch die Proximalen Radien.

Uebereinanderliegen des Gefieders die Färbung bestimmen, wird sich diese Erscheinung auch auf die Färbung auswirken. Einmal bekommt die Gesamtoberfläche des Gefieders ein längsgestricheltes Aussehen. Das Wesentliche ist jedoch, daß in solchen Fällen die Färbung der Federspitzen nur von den Rami bewirkt wird und die Pigmentierung durch Radien die Federbasis beschränkt ist. Dies können wir gerade an der erwähnten Brustfeder des Pfeiferpels gut erkennen, bei dem die Radien mit rostfarbenen Melaninen gefärbt sind. Das Pigment findet sich im Ramus unter den Markzellen und nie über diesen, so daß die Federäste grau reflektieren. Die Feder sieht also basal roströtlich, an den Spitzen dagegen grau aus. Auf diese Weise kommt der graurötliche Gesamteindruck der Färbung zustande. Da sich die Federn aber an den Brustseiten nicht so dicht überlagern, entsteht hier eine rostrotgraue Bänderung.

Dieselbe Erscheinung können wir bei fast allen Vertretern der *Anseres* und bei manchen anderen Vogelarten beobachten. Sie ist an der leichten Querwellung des Gefieders gut erkennbar.

Die Blaustruktur.

Literatur.

Die Erforschung der Blaufärbung der Vogelfeder hat eine lange Geschichte. Bereits 1858 rechnete Bogdanow (5/6) die blauen Federn zu den „optischen", womit er die Struktur dieser Federn für das Zustandekommen ihrer Färbung verantwortlich machte. Fatio (8 a) sprach 1866 von „plumes emaillées". Er kannte bereits drei Schichten im Ramus der blauen Feder: Die farblose Rindenschicht, eine Lage großer, vieleckiger „Emailzellen" und darunter eine Pigmentschicht. Die Emailschicht bezeichnete er als die Ursache der Blaufärbung. Besonders eingehend befaßte sich Gadow (11) 1882 mit unserem Problem. Als erster entdeckte er an der Oberfläche der Emailzellen von *Pitta moluccensis* und *Artamia* Strukturen, die er als „ridges" bezeichnete. Diese „Rillen" sollten parallel zur Längsachse der ihnen zugehörigen Zellen verlaufen, also senkrecht zur Ramusoberfläche. Ihre Breite sollte weniger als 0,6 μ betragen. Da das rote Licht eine Wellenlänge von ungefähr 0,7 μ, das violette und blaue eine solche von ca. 0,4 μ hat, meinte Gadow, es handle sich bei der Blaufärbung um eine Gitterfarbe. Er nahm jedoch an, daß auch die Rindenschicht (durch Reflex) und die Emailzellen an sich an dem Zustandekommen der Färbung beteiligt seien. Diese Auffassung wurde 1890 von

Haecker (21) widerlegt. Dieser wies darauf hin, daß die Gadow'schen Streifen keine allgemein in blauen Federn verbreitete Erscheinung seien, und daß sie, wo vorhanden, wegen ihres zum Lichteinfall senkrechten Verlaufes garnicht als Erreger von Gitterfarben in Frage kämen. Die Rindenschicht hat nach diesem Autor keinen Einfluß auf die Blaufärbung, da man sie entfernen kann, ohne daß die Blaureflexion verloren geht. Haecker stellte als Sitz der Blaustruktur endgültig die „Schirmzellen" (Emailzellen Fatio's) fest und als ihre Ursache den Luftgehalt dieser Zellen und die zahlreichen Poren ihrer verdickten Wände. An der Berührungsfläche der zwei Medien mit verschiedenem Brechungskoeffizienten, Horn und Luft, erfolge eine bevorzugte Reflexion des blauen Lichtes, die sich an allen Poren wiederhole und dadurch verstärke. Die unter den Schirmzellen liegende Pigmentschicht absorbiere das Licht anderer Wellenlängen; ohne sie könne keine Blaufärbung zustande kommen. Im Gegensatz zu seinen ersten Ergebnissen fand Haecker, als er 1902 zusammen mit dem Physiker Meyer eine erneute Untersuchung blauer Federn (22) vornahm, bei *Cotinga* und *Malurus* in der Wandung der jetzt als „Kästchenzellen" bezeichneten Schicht „mit Sicherheit" „radiär gerichtete Poren" von etwa 0,3 μ Durchmesser. Die von Meyer gegebene physikalische Erklärung für das Zustandekommen der Blaureflexion sei hier zitiert, da sie wohl als endgültig anzusehen ist: „Die Wände der Kästchen sind demnach von lufthaltigen Röhren durchsetzt, deren Durchmesser kleiner ist als die Wellenlänge des Lichtes, d. h. wir haben ein durchsichtiges Medium vor uns, in welches durchsichtige Körper eingebettet sind, deren Dimensionen klein sind gegen die Wellenlänge des Lichtes und deren optische Dichte verschieden von der des Mediums ist. Der Brechungsexponent des durchsichtigen Mediums beträgt etwa 1,52, der der eingebetteten durchsichtigen Körper 1,0003. Dringt nun in eine solche Kombination von zwei durchsichtigen Körpern verschiedener optischer Dichtigkeit weißes Licht ein, so findet nach Lord Raleigh an den eingebetteten Körperchen eine diffuse Reflexion des Lichtes statt, und zwar wird das blaue Licht bei der Reflexion bevorzugt". Ein neuer Beitrag wurde dann 1914 von Haecker's Schüler Kniesche (25) geliefert, der erstmalig genaue Bauschemata der „Kanälchenzellen" zeichnete (Abb. 17). Er kam zu der Ueberzeugung, daß es sich bei den lufthaltigen Elementen der Zellwandungen um radiär zum Zellmittelpunkt bezw. parallel zueinander verlaufende „Kanälchen" handele, die nur in ihrem Mittelteil eine „knäuelförmige" und „unregelmäßig zerklüftete" Zone aufweisen. Diese Darstellung wurde seither als feststehend von allen weiteren Bearbeitern der Feder-

färbung übernommen. Auch vier amerikanische Autoren (2), die 1923 die Blaufärbung gemeinsam bearbeiteten und deren Arbeit mir nach Abschluß meiner Versuche bekannt wurde, brachten nichts wesentlich Neues; nur ist bemerkenswert, daß sie im Hinblick auf die Wände der Kästchenzellen von „turbid, spongy appearance" sprechen, ohne jedoch weiter auf diese Frage einzugehen.

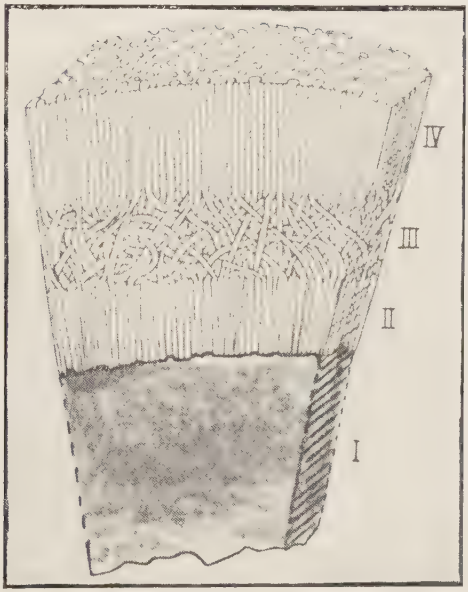


Abb. 17. Schema der Wandstruktur von Kästchenzellen nach Kniesche: I. Luft-erfüllter Hohlraum im Inneren, II. innere Zone der Kanälchen, III. unregelmäßig zerklüftete und knäuelförmige Zone, IV. äußere Zone der Kanälchen.

Aufgabe.

Aus dem Literaturüberblick ergibt sich, daß das Ziel einer erneuten Bearbeitung der Blaufärbung in der endgültigen Aufklärung der Porenstrukturen in den Wandungen der Kästchenzellen liegen mußte. Das von Kniesche gegebene Schema konnte nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen, da die Entstehung einer derart komplizierten Röhrenstruktur schwer vorstellbar ist. Außerdem mußte der Autor selber zugeben, daß die von ihm gezeigten Mikrophotographien nicht so seien, „daß sich ein skeptischer Beobachter ohne weiteres überzeugen ließe."

Terminologisches.

Bevor ich zur Schilderung meiner Untersuchungen übergehe, ist eine Klarstellung der Begriffe und der Benennungen notwendig. Die als Sitz der Blaufärbung erkannten Zellen nenne ich nach Haecker Kästchenzellen, da dies die ihrem äußerem Bau am besten entsprechende Bezeichnung ist. Die Namen Emailzellen (Fatio) und Kanälchenzellen (Kniesche) kommen wegen ihrer unzutreffenden Beziehung auf die innere Struktur nicht in Betracht. Kästchenzellen sind Markzellen der Rami (oder der Radii), die eine verdickte, mit Luftporen durchsetzte Wandung besitzen und in Verbindung mit einer Pigmentunterlage vorwiegend Licht kurzer Wellenlängen reflektieren. Ihr zentraler Luftraum sei Mittelhohlraum genannt. Die Lufträume der Wandungen nenne ich Mikrovakuolen, da die von Kniesche gewählte Bezeichnung Kanälchen, wie wir im folgenden sehen werden, nicht zutrifft.

Untersuchungen zur Aufklärung der Porenstruktur in den Kästchenzellen.

Imprägnierungsversuche.

Zur Darstellung der Porenstruktur wurde schon von Haecker und den folgenden Bearbeitern versucht, die in den Kästchenzellen befindliche Luft durch ein anderes, mikroskopisch besser sichtbares Medium zu ersetzen oder zum wenigsten aus der Art seines Eindringes Schlüsse auf den Bau der Zellwände zu ziehen. Bei meinen Untersuchungen verwandte ich als Imprägnierungsmedien Kanadabalsam und Kollodium.

Kanadabalsam.

Als Versuchsobjekt wählte ich wie Kniesche die blaue Flügeldeckfeder von *Pitta maxima*. Diese wurde in Aetherkollodium eingeschlossen und war nach Verdunsten des Aethers völlig von dem erhärteten Kollodium umgeben. Darauf schnitt ich mit einem Skalpell die Ramusspitzen samt dem umhüllenden Kollodium ab und bettete die Feder in Kanadabalsam ein. Durch diese Versuchsanordnung wird erreicht, daß der Kanadalbalsam nur an den abgestutzten Spitzen, nicht aber durch etwa vorhandene seitliche Poren oder Verletzungen in die Rami eindringen kann (Abb. 18). Dieses Eindringen erfolgt je nach dem Flüssigkeitsgrad des Balsams verschieden schnell. Betrachtet man den Vorgang des Eindringens im auffallenden Lichte unter dem Mikroskop, so zeigt sich folgendes Bild (Abb. 19): An den basalen Federteilen finden wir den ursprünglichen, durch lebhafte Blaureflexion gekennzeichneten Zustand. Sowohl die uns aus der Literaturübersicht bekannten Poren in den

verdickten Wänden der Markzellen, wie auch deren mittlerer Hohlraum sind mit Luft gefüllt (Phase 0). Distalwärts beobachten wir den eindringenden Kanadalbalsam, der zunächst die porigen Zellwände ausfüllt, während der lufterfüllte Hohlraum als reflektierende Blase bestehen bleibt. Die Blaufärbung macht hier der schmutzig bräunlichen Farbe der allmählich durchscheinenden Pigmentunterlage Platz (Phase 1). Erst nach geraumer Zeit, wenn schon ein großer Teil

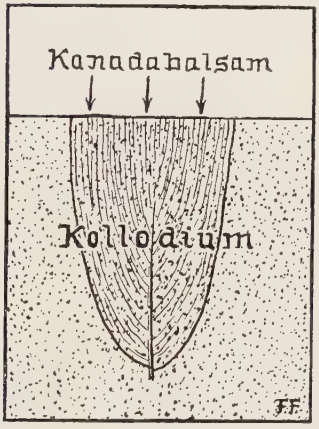


Abb. 18.

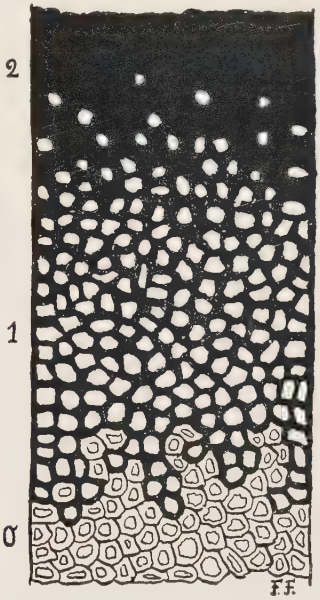


Abb. 19.

Abb. 18. Schema des Imprägnierungsversuches mit Kanadalbalsam. Erklärung im Text!

Abb. 19. Schema eines mit Kanadabalsam teilweise imprägnierten Ramusstückes einer blauen Feder von *Pitta maxima*. 0 = Ursprüngliche, vom Balsam noch nicht erreichte Kästchenzellen. 1 = Die Kästchenzellwände sind mit Balsam erfüllt. 2 = Kästchenzellwände und Mittelhohlräume sind mit Balsam erfüllt.

des Ramus in der eben beschriebenen Weise imprägniert ist, werden an den Federspitzen auch die Luftblasen in den mittleren Zellhohlräumen kleiner und kleiner. Am Ende des Imprägnierungsvorganges sind sie ganz verschwunden, und alle Hohlräume sind mit Kanadabalsam gefüllt. Da der Balsam fast denselben Brechungsexponenten wie das Horn hat, erscheint die Schicht der Kästchenzellen als homogene, durchsichtige Masse, die das darunterliegende dunkle Pigment frei sichtbar werden läßt. Die Blaureflexion ist völlig verschwunden (Phase 2).

Bis die ganze Feder in dieser Weise durchtränkt ist, können je nach der Zähflüssigkeit des Balsams 24 und mehr Stunden vergehen.

Dieser Versuch zeigt ganz einwandfrei, daß das Imprägnierungsmittel nicht, wie man vermuten könnte, zunächst in die Hohlräume oder in Hohlräume und porige Wände zugleich, sondern zuerst nur in die Wandporen eindringt. Die Ursache dafür liegt in der Kapillarwirkung der Poren begründet, durch die der Balsam eingesogen wird, während in dem mittleren Zellhohlraum die darin befindliche und die vom Balsam aus den Poren hineingedrängte Luft erst langsam absorbiert werden muß. Welche Schlüsse kann man nun aus dieser Beobachtung auf die Struktur der Poren ziehen? Auf Abb. 20 habe ich ein Schema dreier am Rande des Ramus liegender Kästchenzellen mit den von KNIESCHE dargestellten radiären Kanälchen abgebildet. Die Pfeile zeigen die Richtung des eindringenden Imprägnierungsmittels an. Nach diesem Schema ist ein Durchströmen des Balsams völlig unmöglich. Denn dort, wo die Kanälchen im Sinne der Fließrichtung verlaufen, wird der Weg dauernd von den mittleren Lufträumen versperrt. Dort aber, wo der Balsam nach unserer mikroskopischen Beobachtung wirklich seinen Weg nimmt, verlaufen die KNIESCHE'schen Kanälchen quer und würden jedes Eindringen verhindern. Nur in der Zone „der unregelmäßigen Zerklüftung" würde dieses vielleicht möglich sein, doch würde deren geringe Ausdehnung das verhältnismäßig schnelle Einströmen nicht erklärbar machen. Außerdem sieht man bei mikroskopischer Betrachtung deutlich, daß sich der Balsam nicht nur in dieser schmalen Mittelpartie, sondern in der gesamten Breite der Zellwände vorwärtsbewegt. Damit ist aber der Beweis erbracht, daß die zuerst von HAECKER und MEYER beobachteten, später von KNIESCHE dargestellten radiären Kanälchen nicht bestehen können. In der Tat ist es mir auch nie gelungen, in meinen vielen Total- und Schnittpräparaten diese

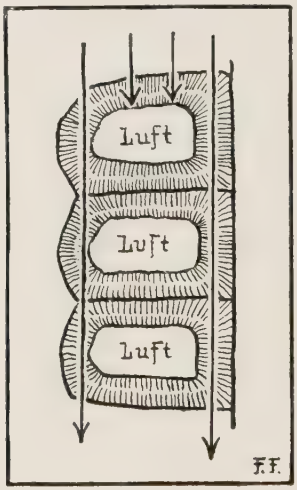


Abb. 20. Kästchenzellen mit eingezeichnetem „Kanälchen"-Schema nach KNIESCHE. Die Pfeilstriche geben den tatsächlich beobachteten Weg des eindringenden Kanadabalsams an. Weitere Erklärung im Text!

Röhrchen zu finden. Es handelt sich bei den Ergebnissen dieser Autoren um Beobachtungsfehler, deren Zustandekommen uns im folgenden noch klar werden wird.

Wie sind nun die Strukturverhältnisse wirklich? Die Annahme von senkrecht zu den KNIESCHE'schen laufenden Kanälchen würde auch keine befriedigende Lösung ergeben, da man bei mikroskopischer Beobachtung selbst mit ca. 1500-facher Vergrößerung nie ein gerichtetes Vordringen des Durchtränkungsmittels sieht. Immer breitet sich der Balsam unregelmäßig und nach allen Seiten hin aus (Abb. 21). Dabei kann man öfters Momentbilder mit gezackten Randstrukturen sehen, die auch auf den Photographien KNIESCHES abgebildet sind und die diesen Autor zur Beschreibung seiner Kanälchen verleitet haben. Bei sehr genauer Beobachtung kann man stets feststellen, daß das Weiterfließen des Imprägnierungsmediums abschnittweise, oder besser gesagt sprunghaft, vor sich geht, als ob lauter winzige Räume einer nach dem anderen ausgefüllt würden. Dies alles läßt nur den einzigen Schluß zu, daß wir es mit keiner komplizierten Röhrenstruktur, sondern mit einer einfachen porösen Schwammstruktur zu tun haben.

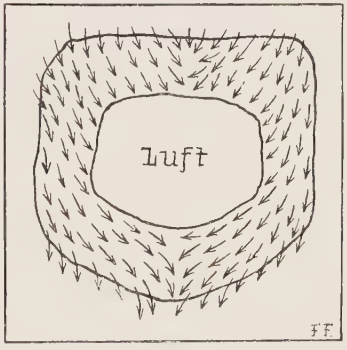


Abb. 21. Schema einer Kästchenzelle. Die Pfeile in der Wandung sollen das Vordringen des Kanadabalsams zeigen.

Angefärbtes Kollodium.

Zur Erhärtung dieser Beobachtungen schienen am besten Schnitte durch die mit Kästchenzellen versehenen Rami geeignet zu sein. Nun lassen sich infolge des fast gleichen Brechungsexponenten von Horn und Einbettungsbalsam an den Schnitten Feinstrukturen nicht ohne weiteres erkennen. Auch eine Anfärbung mit Gentianaviolett läßt keine Unterschiedlichkeiten sichtbar werden. So muß man vor dem Schneiden die Hohlräume mit einem Medium auszufüllen trachten, das in den

Schnitten dann zu ihrer Markierung dient. Es mußte also ein Stoff verwandt werden, der sich in einer leicht verdunstenden Flüssigkeit gelöst in die Feder bringen läßt und sich nach Verdunstung derselben als feste Masse in den Hohlräumen absetzt. Beim Durchführen der Paraffinschnitte durch Xylol darf er sich nicht wieder lösen, und außerdem muß er sich durch Anfärbung sichtbar machen lassen. Der von Kniesche zu diesem Zweck benutzte farblose Spirituslack brachte sowohl bei Steiner's (45) wie auch bei meinen Wiederholungsversuchen keine brauchbaren Ergebnisse. Ich verwandte daher Kollodium. Die besten Resultate ergab folgende Methode: Zu einer ca. 10%igen, also sehr dickflüssigen Lösung von Kollodium in Aether wird trockenes Gentianaviolettpulver geschüttet. Durch Rühren erhält man einen intensiv durchgefärbten Brei. Zugabe von Alkohol muß vermieden werden, weil sonst beim Imprägnieren das Keratin zu sehr mitgefärbt wird. Aus demselben Grunde erwies es sich von großem Vorteil, die auch bei diesem Versuch verwendete und ebenfalls an den Ramusspitzen beschnittene Flügeldeckfeder von *Pitta maxima* zuerst einige Stunden in alkoholgelöster Pikrinsäure durchzufärben. Das im Aetherkollodium gelöste Gentianaviolett muß dann erst die intensive Gelbfärbung überwinden, wodurch die sehr lästige Mitanfärbung des Horns bis zu einem gewissen Grad erschwert wird. Die Imprägnierungsdauer der Feder im Kollodiumbrei betrug 1 24 Stunden, doch empfiehlt sich bei vorheriger Pikrinsäurefärbung keine allzulange Einlagerungszeit. Die so behandelte Feder wurde nach gutem Trocknen ohne weitere Vorbereitung in Paraffin eingebettet. Die erhaltenen Schnitte wurden wie üblich durch Xylol geführt und dann mit Kanadabalsam eingedeckt. Sie zur Beseitigung des Aufklebeglyzerins in Alkohol zu bringen, ist wegen der sofortigen Farbstoff- und wohl auch Kollodiumauflösung nicht angebracht. Die Schnittdicke beträgt wegen der geringen Größenordnung der zu suchenden Strukturen am besten 2—3 μ.

Die Auswertung meiner Schnitte ergab durchaus eine Bestätigung der im Imprägnierungsversuch mit Kanadabalsam gewonnenen Ergebnisse. Auf Abb. 22 habe ich einen Ramusquerschnitt einer blauen Flügeldeckfeder von *Pitta maxima* bei 800-facher Vergrößerung dargestellt (von Photographien wurde abgesehen, da ich in der Lage bin, im folgenden Abschnitt weit bessere Lichtbilder in erheblich stärkerer Vergrößerung zu zeigen). Man sieht auf der Zeichnung von außen nach innen: Die ungefärbte Rindenschicht, die mit angefärbtem Kollodium imprägnierte Kästchenzellenschicht und die dunkle Pigmentschicht. Die Kästchenzellen sind sowohl auf der Oberseite wie auf der

Unterseite ausgebildet, so daß der Ramus auf beiden Seiten blau reflektiert. Es sind Schnitte durch ihre Zellmitte (A) und solche durch parallel zur Schnittrichtung verlaufende Seitenwände (B) zu erkennen. Bei C liegen zwei kaum von der Imprägnierung erfaßte Zellen. Die Feinstruktur der Zellwände wurde in Anbetracht ihrer geringen Größenordnung etwas schematisiert dargestellt. Man sieht deutlich die feinen, unregelmäßigen Bildungen, die sich durch ihre dunkle Färbung von dem helleren Horn abzeichnen. Da das Bild auf Quer- und Längsschnitten stets gleich ist, beweist auch dieser Versuch eindeutig, daß die Wände der Kästchenzellen keine parallel gerichteten Kanälchen aufzuweisen haben, sondern aus feinstporigem Keratinschwammwerk bestehen.

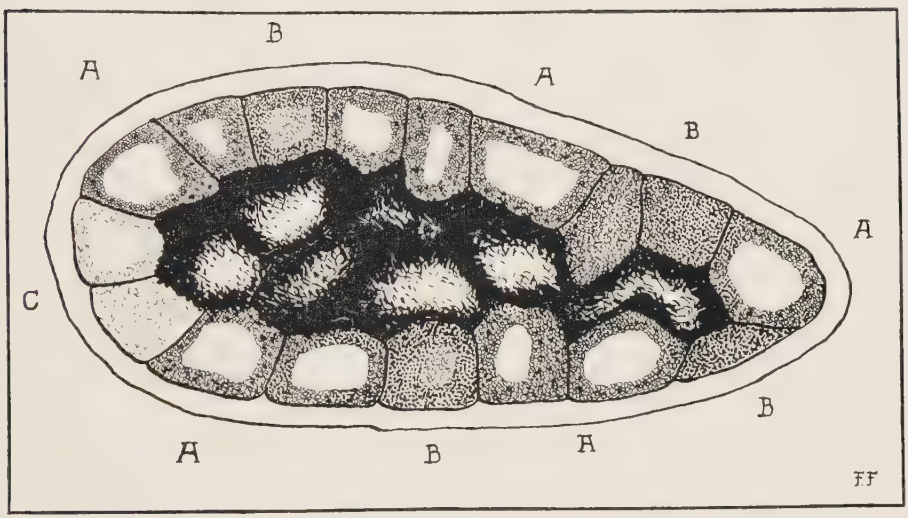


Abb. 22. *Pitta maxima.* Querschnit durch einen mit angefärbtem Aetherkollodium imprägniertenFlügeldeckfeder-Ramus. Von außen nach innen: Rindenschicht,Kästchenzellenschicht, mit Melanin erfüllte Markzellen. A. Schnitt durch die Zellmitte, B. durch senkrechte Zellwände, C. durch kaum imprägnierte Kästchenzellen. Weitere Erklärung im Text! Vergr. 800-fach.

Untersuchung im Uebermikroskop.

Vorbemerkungen.

Wenn auch nach den geschilderten Imprägnierungsversuchen der Beweis erbracht war, daß die Blaureflexion der Vogelfeder durch ein feinporiges Schwammwerk in den Wänden der Kästchenzellen hervorgerufen wird, so mußte es doch von großem Interesse sein, diese Struktur in noch stärkerer Vergrößerung zu untersuchen, als es bisher

geschehen war. Da die Größe der für die Blaufärbung wirksamen Poren theoretisch unter der Wellenlänge des sichtbaren Lichtes, also unter 0,4 μ liegen muß, ergab sich die Ueberlegung, daß mit Mikroskopen des optischen Systems keine weiteren Fortschritte zu erzielen waren. Ein optisch arbeitendes Vergrößerungsinstrument kann immer nur solche Gegenstände wiedergeben, die in ihrer Größenordnung von der Wellenlänge des Lichtes erfaßt werden können. Die Länge langer Lichtwellen (= rotes Licht) beträgt ca. 0,7 μ, die kurzer Wellen (= violettes und blaues Licht) ca. 0,4 μ. Ein Gegenstand von 0,7 μ wird also immer gut erkennbar sein, mißt er dagegen 0,4 μ, so kann er nur noch in kurzwelligem Licht wahrgenommen werden. Darunter hinaus können auch noch Objekte bis zu 0,28 μ durch ultraviolettes Licht sichtbar gemacht werden. Alles jedoch, was kleiner ist, kann man im Lichtmikroskop nicht mehr sehen. Die auf diese Weise gesetzte Grenze der Sichtbarkeit wurde durch das in den letzten Jahren von Ruska und v. Borries konstruierte „Uebermikroskop" ganz erheblich nach unten verlegt. Dies wurde dadurch ermöglicht, daß an Stelle der Lichtstrahlen Elektronenstrahlen verwandt werden. Die Vergrößerung, die beim optischen Mikroskop mit lichtbrechenden Linsensystemen erreicht wird, erfolgt beim Elektronenmikroskop durch Ablenkung der Elektronenstrahlen durch ein Magnetfeld. Da es nicht angebracht erscheint, an dieser Stelle näher auf Apparatur und Technik einzugehen, verweise ich auf die entsprechende Fachliteratur (zitiert in 10).

Material und Methodik.

Die elektronenoptische Untersuchung der Blaustruktur führte ich gemeinsam mit Herrn Dr. H. Ruska durch. Da uns infolge der Inanspruchnahme des Laboratoriums für Elektronenoptik der Siemens-Halske-Werke nur eine Nacht zum Arbeiten zur Verfügung stand, wurden nur zwei Arten untersucht: *Pitta maxima* (Flügeldeckfeder) und *Calospiza mexicana* (Brustfeder). Die Federn wurden genau so in Paraffin eingebettet, wie es bereits an anderer Stelle geschildert wurde. Da es wegen der beschränkten Durchdringungsfähigkeit der Elektronen auf eine möglichst geringe Dicke, nicht aber auf Serien oder Güte der Schnitte ankam, wurde bei einer Mikrotomeinstellung von 1 μ ein Schnitt nach dem anderen gemacht. Das so erhaltene, z. T. natürlich zerbröckelte und für andere Zwecke kaum verwendbare Material wurde in einem kleinen Tiegel mit Xylol übergossen. Wenn sich das Paraffin gelöst hatte und anzunehmen war, daß sich die Federschnitte am Boden der Schale abgesetzt hatten, wurde der größte

Teil des Xylols vorsichtig mit einer Pipette abgesogen. Um das Paraffin völlig zu entfernen, wurden mehrere Aufgüsse gemacht und darnach das restliche Xylol verdunstet. Zur Untersuchung im Uebermikroskop wurde der übriggebliebene Schnittstaub wieder mit einem Tropfen Xylol aufgeschwemmt und in kleinen Mengen auf den Objektträger aufgebracht. Dieser besteht aus einem runden Platinblöckchen, über dessen mittlere, ca. $^1/_{10}$ mm feine Durchbohrung ein dünnes Kollodiumhäutchen gespannt ist (Näheres ist in der oben angegebenen Spezialliteratur zu finden).

Wenn es gelungen ist, einen der vielen im Xylol schwimmenden Ramusschnitte durch Zufall über dieses Bohrloch zu bringen, kann das Objekt untersucht werden. Die angewandte Vergrößerung war ca. 10000-fach. Jede Beobachtung wurde sofort photographisch festgehalten.

Die Ergebnisse und ihre Auswertung.

Auf Tafel I sind Reproduktionen der Originalbilder wiedergegeben. Erklärend ist vorweg zu bemerken, daß im elektronenoptischen Positivbild jede Masse geschwärzt, das massenlose Vakuum dagegen weiß erscheint. Man sieht auf den Abbildungen Ausschnitte von Kästchenzellen. Die völlig schwarzen Randbezirke haben dünnste Mikrotomschnittdicke, trotzdem sind sie für die Elektronenstrahlen nicht durchdringbar. Nur die zufällig schräg angeschnittenen und daher weit unter 1 μ starken Ränder der Mittelhohlräume lassen die Feinstruktur erkennen, die in gleicher Weise natürlich die ganze Kästchenzellwandung aufzuweisen hat. Betrachten wir zunächt die Verhältnisse bei *Pitta maxima* (Tafel I, 1—3), so finden wir eine äußerst feine Schwammstrukturbildung aus Keratin. Die einzelnen Kleinräume sind sich in Gestalt und Ausdehnung verhältnismäßig sehr ähnlich. Da 1 cm auf der Tafel in Wirklichkeit 1 μ entspricht, ergibt sich eine Durchschnittsweite der Mikrovakuolen von 0,1 bis 0,25 μ. Die Dicke der trennenden Hornwände beträgt im Höchstfalle ca. 0,02 μ, meist aber nur 0,01 bis 0,015 μ. Das sind Werte von bisher für Federhorn wohl unerwarteter Feinheit, die die Annahme rechtfertigen dürften, daß flüssige Imprägnierungsmittel diese Membranen ohne weiteres durchdringen, sobald sie durch Kapillarkraft o. a. dazu veranlaßt werden. Da die Wandstärke der Kästchenzellen bei *Pitta maxima* 2—4 μ mißt, liegen bereits in der oberen Deckwand unter der Rindenschicht des Ramus 10—30 Mikrovakuolen übereinander. In den bis zu 16 μ hohen Seitenwänden einer Kästchenzelle erhöht sich die Anzahl sogar auf mehr als 100 solcher Räume. Bei jedem Uebertritt von einem Medium ins andere (Horn und Luft) wird aber, wie

oben geschildert, das kurzwellige blaue Licht bevorzugt reflektiert. Es ist verständlich, daß die endgültig entstehende Blaufärbung sehr kräftig sein muß, wie es in der Tat bei *Pitta maxima* der Fall ist.

Sehen wir nun das leider etwas unscharfe elektronenoptische Bild von *Calospiza mexicana* an (Tafel I, 4), so fällt sofort die viel gröbere Schwammaufteilung der Wandstruktur auf. Die Lumina sind hier sowohl in ihrer Gestalt wie in ihrer Größe sehr uneinheitlich. Die meisten sind zwar rundlich, doch finden sich auch viele eiförmige und elliptische. Die Ausdehnung liegt zwischen 0,1 und 1 μ, doch sind Räume über 0,5 μ weit in der Minderzahl. Bei dieser Art liegen also bei einer Wandstärke von 3 μ und einer Zellhöhe von 13 μ weit weniger Mikroräume übereinander als bei *Pitta*. Hinzu kommt, daß die über 0,5 μ messenden Mikrovakuolen nicht mehr an der Erzeugung des Blaureflexes teilhaben. In der Tat ist die Färbung der blauen Brustfeder von *Calospiza mexicana* in ihrer Intensität nicht mit der Flügeldeckfeder von *Pitta maxima* zu vergleichen. In Uebereinstimmung mit dieser Beobachtung kann man bei Schnitten durch schwach blaue Federn schon mit einem Lichtmikroskop bei ca. 1500-facher Vergrößerung feine Luftbläschen sehen, die im durchfallenden Lichte rötlich aufleuchten. Dies sind die größeren Mikroräume der Kästchenzellen, in denen sich infolge normaler Schnittdicke (5 μ) die Luft halten konnte.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß auf der Tafel I, 1 in der linken Bildhälfte eine besondere Randbildung der Schwammstruktur erkennbar ist, die vielleicht immer die Zellwandung vom Mittelhohlraum abschließt.

Kritische Besprechung der Untersuchungsergebnisse.

Die in den Imprägnierungsversuchen und bei den Beobachtungen im Uebermikroskop gewonnene Erkenntnis, daß die Blaustruktur durch ein feinstporiges Keratinschwammwerk gebildet wird, beseitigt die Vorstellungsschwierigkeiten, die bei der Annahme der Kniesche'schen Kanälchen bestanden. Einmal erklärt sich nun das Zustandekommen der Blaureflexion sehrviel besser. Ein Blick auf das nebenstehende Schema (Abb. 23) zeigt uns, daß bei dem Lösungsversuch Kniesche's im wesentlichen nur die senkrecht zur Ramusoberfläche liegenden Abschnitte der Zellwand für die Blaureflexion in Betracht kommen würden, da in den wagerechten Bezirken Lichteinfall und Röhrchenrichtung parallel laufen und keine Reflexionsmöglichkeit besteht. Nur der „unregelmäßig zerklüftete Teil" wäre dazu geeignet. Es ist aber nicht einzusehen, warum eine Struktur in der ganzen Zellwand ausgebildet sein soll und nur in einem Teil von

ihr zur Wirksamkeit gelangt. Diese Vorstellungsschwierigkeit fällt durch den Nachweis der Schwammstruktur fort, da diese überall in der Zellwand voll zur Geltung kommen kann. Eine weitere Schwierigkeit bot die Erklärung für die Entstehung der Kanälchen. Der diesbezügliche Abschnitt in Kniesche's Arbeit ist völlig willkürlich und erzwungen abgefaßt. Es wurde ein Spannungszustand zwischen der Außenseite der Zellwand und der Oberfläche der Luftblase des Mittelhohlraumes angenommen. Bei der Verhornung sollten dadurch in den zwischen beiden Spannungspolen befindlichen dicken Zellwänden die langgestreckten zylindrischen Hohlräume entstehen. Es ist Kniesche wohl

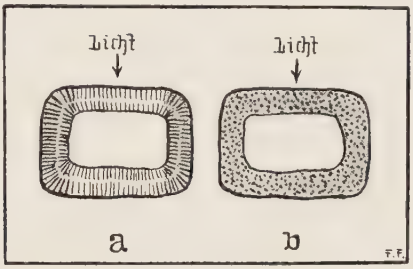


Abb. 23. Schema zweier Kästchenzellen, a mit eingezeichneter „Kanälchen"-Struktur nach Kniesche, b mit eingezeichneter Schwammstruktur. Grau angetönt der für die Blaureflexion wirksame Wandteil. Weitere Erklärung im Text!

entgangen, daß es eine große Zahl von Kästchenzellen ohne Mittelhohlraum gibt, obwohl er solche z. B. von blauen Papageienfedern selber abgebildet hat. In diesem Falle wäre das hypothetische Spannungsverhältnis also garnicht vorhanden und die Blaustruktur könnte nicht entstehen. Sie ist aber gerade bei Papageien hervorragend ausgebildet. Die Bildung der Schwammstruktur können wir uns dagegen auf der Grundlage eines feinen, luftdurchsetzten Plasmaschaumes vorstellen. Wie dieser erzeugt wird, können natürlich nur Untersuchungen an der Federanlage klarstellen. Meines Wissens liegen diesbezügliche Beobachtungen an blauen Federn bisher nicht vor. Ein gutes Untersuchungsobjekt wäre der Wellensittich.

Untersuchung über die Intensität der Blaufärbung.

Durch die elektronenoptische Untersuchung wurde der Beweis erbracht, daß sich die Reflexionsintensität der Schwammstruktur umgekehrt proportional zu der Größenordnung ihrer Mikrovakuolen verhält. Je kleiner diese sind, desto besser und häufiger wird das blaue Licht bevorzugt zurückgeworfen, und desto intensiver ist die erzielte Blaufärbung.

Es ergibt sich nun aber die Frage, was wir bei der Blaustruktur unter Intensität zu verstehen haben. Normalerweise ist dieser Begriff durchaus nicht mit dem Begriff Farbe gekoppelt, etwa in dem Sinne, daß wir ein bestimmtes Blau intensiver als ein anderes empfinden müßten. Jede Farbe kann schwach oder intensiv ausgebildet sein und so kann auch ein helles Blau den gleichen Intensitätsgrad haben wie ein dunkleres. Dieser theoretischen Erwägung steht jedoch die allgemein gebräuchliche Praxis gegenüber. Jeder Unbefangene wird die dunklere von zwei Farben als die intensivere bezeichnen, und auch bei Gefiederbeschreibungen ist das so üblich. Die Kopfplatte von *Pipra coronata* z. B. hat ein dunkleres Blau [1]) als die von *P. caeruleocapilla* und wird deshalb als „intensiver" gefärbt bezeichnet; dasselbe ist mit den violettblauen Flügeldecken von *Coracias caudata* und *garrulus* im Verhältnis zu den blaß grünblauen Bäuchen beider Vögel der Fall. So ist es denn kein Wunder, wenn auch bei der Blaureflexion der Begriff der Intensität falsch angewandt wurde. Kniesche (25) z. B. hatte ganz richtig erkannt, daß die Intensität der Blaufärbung von der Dichte und Feinheit der Porenstruktur abhängen müsse. Er befand sich jedoch auf falschem Wege, wenn er mattblauen und hellblauen Federn eine gröbere Kästchenzellenstruktur zuschrieb als dunkelblauen. In Wahrheit ist das Verhältnis umgekehrt, Hellblau hat die feinste Schwammstruktur zur Voraussetzung, während normales Blau, Dunkelblau oder gar Dunkelviolett die gröbere zur Grundlage hat (bei der Violettfärbung der Vogelfeder werden wir später hierauf noch zu sprechen kommen). Hellblaue Färbung wird nämlich ausschließlich durch reflektiertes kurzwelliges Licht hervorgebracht, wogegen bei dunklerem Blau die Reflexionsintensität nicht ausreicht, um den Färbungsfaktor des untergelagerten Melanins (und oft auch der Radien) völlig zu überlagern. Dunkelblau ist also eine Mischung von Struktur- und Pigmentfarbe bei nicht vollkommen ausgebildeter Schwammstruktur.

Diese Verhältnisse kann man leicht durch einen Versuch beweisen. Wenn nämlich die Blaustruktur von dem auffallenden gemischten Licht den kurzwelligen Teil zurückwirft, den langwelligen aber durchläßt, dann müssen auf der Unterseite grüne, gelbe und rote Strahlen sichtbar werden, die zusammen ein charakteristisches bräunliches Rot ergeben. Diese Erscheinung ist schon so lange bekannt wie die Blaureflexion selbst. Je dichter die Schwammstruktur ist, desto reinlicher werden alle blauen und violetten Strahlen durch Reflexion ausgeschieden, und

1) Es ist immer nur der Blaureflex des Ramus gemeint; verdunkelnde Wirkung vorhandener pigmentierter Radien ist unberücksichtigt gelassen.

desto reiner und intensiver wird andererseits das rückwärtig austretende Rotbraun sein. Wir können die natürlichen Verhältnisse nun umkehren, indem wir blaue Federn bei schwacher (100-facher) Vergrößerung im durchfallenden Lichte betrachten. Der blaue Teil des Lichtes wird dann an den Federästen nach unten zurückgeworfen, während die übrigen Strahlen durch die Rami hindurch an unser Auge gelangen. Aus der Intensität der Rotfärbung, die infolge Fehlens der Pigmentkomponente viel leichter zu beurteilen ist als die Intensität der Blaufärbung, können wir Rückschlüsse auf die Feinheit der Schwammstruktur und damit auf die Intensität des Blaureflexes vornehmen. Dies wird am leichtesten an den nicht von Melanin unterlagerten Seiten der Federäste möglich sein, in anderen Fällen kann man sich dadurch helfen, daß man die Rami bei seitlicher Auflagerung betrachtet. Auf diese Weise kann man z. B. erkennen, daß die Blauintensität der Kopffedern von *Pipra caeruleocapilla* größer ist als die der dunkleren Kopffedern von *P. coronata*; die Blauintensität der Brustfedern von *Erythrura c. cyanovirens* größer als die der dunkleren Brustfeder von *E. c. regia*; daß die hellgrünblauen Bürzelfedern von *Alcedo atthis ispida* intensiver reflektieren als die etwas dunkleren Rückenfedern von *Halcyon lazuli*, die ihrerseits die noch viel dunkleren Nackenfedern von *H. n. nigrocyanea* weit hinter sich lassen. Die hellgrünblauen Federn der Unterseite von *Coracias garrulus* und *caudatus* haben eine stärkere Blaureflexion als die dunkelblauvioletten Flügeldecken beider Vögel. Das beste Beispiel bieten aber die drei *Cotinga*-Arten *cayana*, *nattereri* und *cotinga*, deren Rückenfedern hellweißblau, hellblau bzw. blau sind. Die blaue *cotinga* hat den schwächsten, die ganz helle *cayana* den stärksten Blaureflex. Wir sehen also, daß der Intensitätsbegriff bei exakter Anwendung auf die Blaufärbung der Vogelfeder in genauem Gegensatz zu der üblichen Bezeichnungsweise steht.

Die Ausbildung von Kästchenzellen, Rindenschicht und Melaninunterlage.

Die verschiedenartige Ausbildung der Kästchenzellen.

Die innere und äußere Gestalt der einzelnen Kästchenzellen ist nicht immer die gleiche. Zunächst gibt es solche, die völlig massiv sind, soweit man bei der Schwammstruktur dieses Wort gebrauchen kann (Abb. 24 a). Der luftgefüllte Mittelhohlraum fehlt in diesem Falle gänzlich. Dies ist immer der Fall bei den Galli (*Acryllium*), Psittaci, Eurylaemidae (*Calyptomena*), fast immer bei den Coraciae, Halcyones, Picoidea (*Ramphastidae*), oft bei den Meropes, Corvidae, Paridae,

Fringillidae, Ploceidae sowie vereinzelt bei den Pittidae, Tanagridae u. a. Die äußere Form ist dabei belanglos. Es können große genau so wie kleine Kästchenzellen massiv sein. Zellen mit mehr oder weniger großem Mittelhohlraum (Abb. 24 b) finden wir immer bei den Ralli (*Porphyrio*), Picoidea (*Capitonidae*), Pipridae, Cotingidae, Pycnonotidae (*Irena*) und den meisten Pittidae und Tanagridae. In seltenen Fällen ist der basale, d. h. dem Ramusinneren zugekehrte Teil der Kästchenzelle mit Pigment durchsetzt, so daß sie keinen „Boden" zu haben scheint (z. B. bei manchen *Pitta* und *Chlorochrysea*, Abb. 24 c). Der umgekehrte Fall ist bei *Nyctiornis amictus* angedeutet (Tafel VIII, 2).

Die Form der einzelnen Kästchenzelle ist meist acht- oder vieleckig, so daß der Querschnitt abgerundet rechteckig oder trapezförmig aussieht. Doch kommen auch dreieckige, kuglige und halbkuglige Formen vor. Bei *Pipra coronata* bildet jede Zelle annähernd einen Kreissektor (Tafel II, 4). Bei manchen violett gefärbten *Pitta*federn erfährt sie eine extrem hohe und schmale Ausbildung (Tafel VIII, 7 u. 8). Eine weitere Spezialgestaltung finden wir in den dünnen Schmuckblättchen

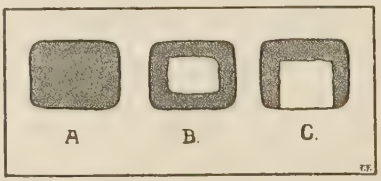


Abb. 24. Schema verschieden ausgebildeter Kästchenzellen.
a „massiv" ohne Mittelhohlraum, b mit Mittelhohlraum, c ohne Basalwand.

des Paradiesvogels *Pteridophora alberti*, wo die Kästchenzellen 2—3 übereinanderliegende dünne Schichten bilden (Tafel III, 10). In der Form der einzelnen Kästchenzellen von blauen, grünen und violetten Federn läßt sich kein Unterschied feststellen.

Anzahl und Anordnung der Kästchenzellen.

Die Anzahl der Kästchenzellen, die in einem Ramusquerschnitt neben- oder übereinanderliegen, schwankt außerordentlich. Im allgemeinen kann man sagen, daß sie von der Größenordnung des Ramus abhängig ist und von 1 bis ca. 30 variiert. In der Regel bilden die Kästchenzellen eine einschichtige Lage zwischen der Rindenschicht und den pigmenterfüllten medialen Markzellen. Mehrschichtige Zellagerung wird öfter durch den Ausfall des Melanins und durch Umbildung der eben genannten Markzellen zu Kästchenzellen hervorgerufen. Dies ist

meist dann der Fall, wenn die zur Erzielung des Blaueffektes nötige Pigmentabschirmung in der Ramusbasis und den Radien oder in letzteren allein ausgebildet ist, (z. B. *Porphyrio*, einige Pittas, Fringilliden usw.). Ferner kommt diese Erscheinung bei ganz weißen pigmentlosen Federn mit Blaustruktur vor (*Halcyon*, Tafel II, 7). Meist sind die Kästchenzellen vorwiegend an der optisch wirksamen Dorsalseite der Rami zu finden, aber auch die Seitenteile der Aeste sind oft noch mit Blaustruktur versehen. Gar nicht selten ist jedoch unter der Pigmentunterlage eine zweite Kästchenzellschicht vorhanden, die auch der Ventralseite der Federn eine blaue Tönung verleiht. (Tanagriden, einige Muscicapiden, *Cyanerpes* u. a.). Eine andere Anordnung ist die konzentrische: die pigmentdurchsetzten Markzellen liegen im Mittelpunkt und die Kästchenzellschicht gruppiert sich kreisförmig darum (Blauraben, *Momotus*, *Pitta*, z. T. Psittaci). Dabei kann der ganze Ramus sehr hoch oder breit gestreckt sein. Allgemein ist noch zu sagen, daß mit der Vermehrung der Anzahl der färberisch wirksamen Kästchenzellen auch die Reflexion und damit die Intensität der Blaufärbung gesteigert wird.

Die Ausbildung der Rindenschicht.

Die Rindenschicht erfährt bei der Blaustruktur im Vergleich zu ihrer normalen Ausbildung im Federast meist eine Rückbildung, indem sie dünner wird und den für die Färbung wichtigeren Kästchenzellen Raum gibt. Bei reiner Blaufärbung beträgt ihre Dicke 1—5 μ, bei Halcyoniden und Psittaciden ist sie im allgemeinen dicker. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse jedoch bei Kombinationsfärbungen von Blaustruktur und lipochromatischen Farbstoffen, also Grün und Violett. Dann wird die Rindenschicht als Farbstoffträger und damit wichtiger Färbungsbestandteil meist erheblich verstärkt. Wir werden darauf bei der Behandlung dieser Färbungen noch näher eingehen.

Die Ausbildung der Melaninunterlage.

Die Melaninunterlage der Kästchenzelle ist meist zusammenhängend und lückenlos gelagert. Dies ist immer der Fall bei dunklem (schwarzbraunem und dunkelbraunem) Pigment, das stets die Unterlagerung bei blauen und grünen, in vielen Fällen auch bei violetten Federn bildet. Hellbraunes und rötlichbraunes Melanin finden wir bei manchen Violettfärbungen unter den Kästchenzellen. Bei olivgrünen und bronzefarbenen Vogelfedern kommt auch lehmgelbes Melanin als Ueberlagerung der blaureflektierenden Kästchenzellen in der Rindenschicht vor (siehe die entsprechenden Abschnitte!).

Die durch Blaustruktur verursachten Federfarben.

Nach der nunmehr erfolgten Aufklärung der strukturellen Grundlagen der Blaufärbung der Vogelfeder scheint es mir angebracht, noch einmal in großen Zügen eine Darstellung ihrer verschiedenartigen Ausbildung und ihrer Verbreitung zu geben. Ich glaube trotz der vorliegenden Arbeiten von Haecker (21/22), Kniesche (25), Görnitz und Rensch (15) dazu berechtigt zu sein, da ich bedeutend mehr Material untersucht habe und die Darstellung infolgedessen vollständiger und manchmal auch richtiger sein wird. Es sei vorwegbemerkt, daß alle Abbildungen von Ramusquerschnitten in gleicher 800-facher Vergrößerung gezeichnet wurden, so daß sie ohne weiteres vergleichbar sind. Nur die Querschnitte von *Acryllium* sind 474-fach vergrößert. Alle Abbildungen sind leicht schematisiert.

1. Die Blaufärbung.

Für das Zustandekommen reiner Blaufärbung ist — abgesehen von blauen Schiller-, Puder- und Pigmentfarben — die uns schon aus dem ersten Teil dieses Kapitels bekannte Kombination von Kästchenzellen und dunkler Pigmentunterlage verantwortlich. Die Intensität des Blau ist, wie auch bereits geschildert, von der Dichte der Schwammstruktur in den Kästchenzellen abhängig. Die endgültig sichtbare Farbwirkung wird aber nicht nur durch die Farbintensität, sondern auch durch den Bau der Federäste und ihre Anordnung zueinander bestimmt. Diese Verhältnisse sollen im folgenden dargestellt werden.

Der Bau des blauen Feder-Ramus.

Die Ausbildung der Blaustruktur erfolgt meist nur in den distalen Federpartien. Die apikalen Rami sind fast immer von Grund auf Sitz der Struktur, während die tiefer ansetzenden Rami an ihrer Basis normal ausgebildet sind und sich apikalwärts allmählich umgestalten. Diese Umgestaltung ist normal ausgebildeten Rami gegenüber sehr erheblich. Zunächst besteht die Tendenz, den Ramus als Träger der Federfärbung auf Kosten der Radien zu vergrößern, was bis zum völligen Verlust der Strahlen besonders an den Federspitzen führen kann. Dann wird durch eine ganz besondere Gestaltung der Aeste der blauen Farbe zu besonderer Wirkung verholfen. Am besten kann man die betreffenden Bauverhältnisse am Ramusquerschnitt erkennen. Wenn auch infolge vielfacher Abwandlungen und Uebergänge keine scharfe Unterscheidung angängig ist, so lassen sich die Bauverhältnisse doch

am besten an einer Anzahl von Typen darstellen. Dabei bemühe ich mich, vom Einfachen zum Komplizierten zu gelangen, ohne damit irgend etwas über stammesgeschichtliche Primitivität oder Fortschrittlichkeit aussagen zu wollen (vgl. die Bau-Schemata auf Abb. 25!).

Der Fringilliden-Typ (Abb. 25a). Es handelt sich um einen normal gestalteten, rundlichen Ramus-Querschnitt, dessen zwei oder drei Markzellen zu Kästchenzellen umgestaltet sind. Charakteristisch ist ein Dorsalkamm der Rindenschicht. Oft ist im Ramus keinerlei Pigment zu finden und die Abschirmung wird von den pigmentierten

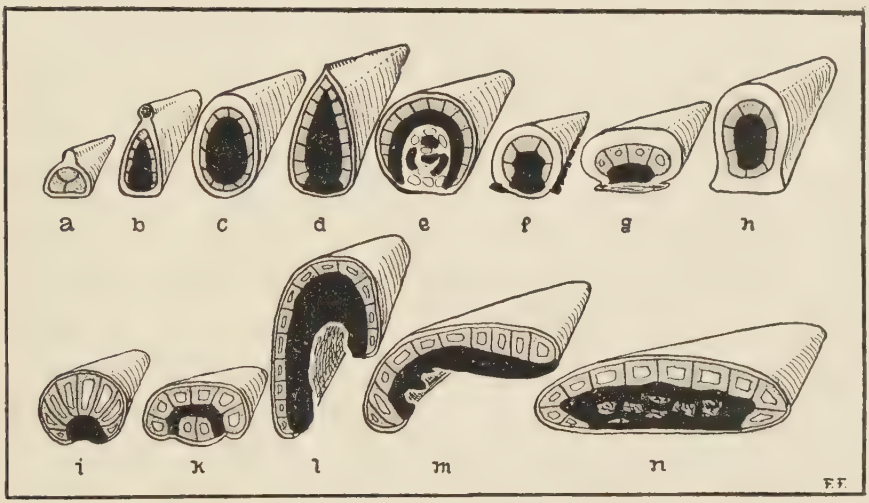


Abb. 25. Bautypen blauer Federäste, dargestellt an schematisierten Querschnitten. Kästchenzellen grau, Melanin schwarz; vorhandene Radien sind der besseren Uebersicht wegen fortgelassen. a. *Fringilla teydea*, b. *Monticola solitarius*, c. *Kitta chinensis*, d. *Calyptomena hosei*, e. *Coracias caudatus*, f. *Halcyon lazuli*, g. *Alcedo atthis*, h. *Psittacula derbyana*, i. *Pipra coronata*, k. *Calospiza mexicana*, l. *Cotinga cotinga*, m. *Irena cyanea* ♂, n. *Pitta sordida mülleri*.

Radien vorgenommen (Rückenfeder von *Fringilla teydea*, Tafel IV, 7). In manchen Fällen ist eine gute Pigmentunterlage im Federast ausgebildet (Brustfeder von *Erythrura cyanovirens*, Tafel III, 6). Der Blaueffekt ist damit größer. Im Prinzip ähnliche Ramus-Querschnitte zeigt die bläuliche Brustfeder von *Porphyrio poliocephala* (Tafel II, 8). Radien sind meist gut ausgebildet und setzen seitlich basal an. Querschnittsmaße von *Fringilla teydea* Rückenfeder: Höhe 29, Breite 32 μ.

Der Turdiden-Typ (Abb. 25b). Auch hier ist der Ramus noch ziemlich ähnlich wie bei normalen Federn gestaltet und hat einen hohen, nach oben mehr oder weniger verjüngten Querschnitt. Die Blaustruktur

ist in einschichtiger Lage an den Dorsal- und Lateralwänden ausgebildet. Der Mittelraum wird weitgehend von Pigment erfüllt, das an die ventrale Rindenschicht stößt. Hierher gehören die blauen Brustfedern von *Monticola solitarius* und *Luscinia svecica* (Tafel II, 8 + 7). Die Radien sind bei *Luscinia* weitgehend reduziert, die Ramus-Enden verbreitert. Maße von *Monticola solitarius* Brustfeder: 58 × 35 μ.

Der *Kitta*-Typ (Abb. 25c). Die blauen Federn von *Kitta* (Tafel IV, 1 + 2), *Cyanopica*, *Xanthura* (Tafel IV, 3), *Cyanocorax* u. a. weisen meist einen hochgestellt ovalen Querschnitt auf, bei dem alle Schichten eine konzentrische Lage haben. Die Kästchenzellen sind also meist nach allen Seiten hin ausgebildet. Vorhandene Radien setzen an der Seite der Rami an. Maße von *Kitta chinensis* Kopffeder: 91 × 41 μ.

Der *Calyptomena*-Typ (Abb. 25d). Der Querschnitt der blauen Brustfeder von *Calyptomena hosei* (Tafel V, 2) gleicht etwa einem spitzen Dreieck. Die Blaureflexion ist vorwiegend auf den Seiten wirksam. Es ist dies eine der wenigen rein blauen Federn mit Glitzereffekt! Radien sind nicht ausgebildet. Maße: 84 × 36 μ.

Der *Coracias*-Typ (Abb. 25e). Einen derart langgestreckten Ramusquerschnitt, wie ihn Haecker (21) von der „blaßmeergrünen Feder" der Unterseite von *Coracias garrulus* abbildete, habe ich bei Raken im allgemeinen nicht gefunden. Blaue Rakenfedern haben im Gegenteil einen sehr gedrungenen, oft fast kreisrunden Querschnitt, den Haecker bei der Flügeldeckfeder von *Coracias* treffend als „hufeisenförmig" bezeichnete. Sowohl die Kästchenzellen wie ihre dunkle Pigmentunterlage spannen einen Bogen über der Querschnittbasis. Die Radien inserieren bei ganz rundem Querschnitt an der Ventralseite, bei etwas länglicherem an den basalen Seitenteilen. Sie sind meist rückgebildet. *Coracias caudatus* Flügeldeckfeder: 50 × 54 μ (Tafel VII, 1, 2, 3).

Der *Halcyon*-Typ (Abb. 25f). Der Querschnitt blauer Federn der Gattung *Halcyon* ähnelt dem von *Coracias*, nur ist er meist gedrungen rundlicher und das Pigment füllt oft den ganzen inneren Raum des Hufeisens aus. Rudimentäre Radien sind an der Basis ausgebildet. Eine Abwandlung zeigen pigmentlose weiße Federn, die einen schwach blaugrünlichen Schimmer zeigen (Brustfeder von *Halcyon funebris*, Tafel II, 7). Hier ist eine weit weniger starke Spezialisierung erfolgt, der Ramus-Querschnitt normal mit gut ausgebildeten seitlichen Radien. Einzelne Markzellen sind zu Kästchenzellen umgebildet. *Halcyon lazuli*: 38 × 38 μ (Tafel VII, 7).

Der *Alcedo*-Typ (Abb. 25 g). Dieser wurde schon von Haecker (21) beschrieben. Er stellt einen flachen Bogen von wenigen großen Kästchenzellen dar, der in der Mitte von Pigment unterlagert ist. Hier muß erstmalig die bedeutende Verstärkung der Rindenschicht erwähnt werden. Die Abplattung und Verbreiterung des Federastes erhöht die Glanzwirkung (Lackstruktur).

Der Psittaciden-Typ (Abb. 25 h). Der Querschnitt blauer Papageienfedern ist ziemlich konstant. Er zeichnet sich durch eine charakteristische Wölbung der Dorsalseite der Rami aus und ist meist höher als breiter. Die Ventralseite ist fast immer abgeflacht. Die Kästchenzellen sind entweder hufeisenförmig oder im Oval um das Pigment herum angeordnet. Radien sind meist ausgebildet und inserieren basal an den Ramusseiten. Diese Form wird wohl nur dann abgewandelt, wenn besondere Strukturwirkungen erzielt werden sollen. So haben die langen, schuppenartig zusammengelegten blauen Kopffeder-Rami von *Vini australis* einen abgeflachten breiten Querschnitt. Maße von *Psittacula derbyana* Kopffeder: 48×40 μ (Tafel IV, 8).

Der Pipriden-Typ (Abb. 25 i). Die äußerst verschiedenartigen Kopffedern der Gattung *Pipra* sind bei deren blau gefärbten Vertretern nach einem ganz besonderen Bauschema gestaltet. Hier liegt eine Lage von sehr hohen und schmalen Kästchenzellen sektorförmig um einen verhältnismäßig kleinen Pigmentfleck herum. Nur an der Ventralseite sind sie nicht ausgebildet. Am reinsten ist dieser Bautyp bei *Pipra coronata* verwirklicht (Tafel II, 4). Bei *P. caeruleocapilla* (Tafel II, 5) ist der Ramus dagegen etwas abgeplattet und zeigt so Anklänge an die Bauweise der weißköpfigen Gattungsvertreter (Tafel II, 6). Radien sind nur in Rudimenten und selten zu finden. Maße von *Pipra coronata* Kopffeder: 37×48 μ.

Der Tanagriden-Typ (Abb. 25 k). Ein sehr fest umrissener Bautyp ist bei den Tanagriden zu finden, außerdem bei blaugefärbten Fliegenschnäppern (*Hypothymis*, Tafel IV, 6), *Cyanerpes* (Tafel III, 4) u. a. Um einen Pigmentbogen gruppiert sich dorsal und ventral je eine Lage großer flacher Kästchenzellen. Die obere enthält meist 4—8, die untere je nach der Enge des Pigmentbogens 1—3 Zellen. Abwandlungen dieses Bauplanes werden wir bei der Darstellung grüner und goldfarbener Federn kennen lernen. Die Radienausbildung ist meist erheblich reduziert. Die Ansatzstellen der Strahlen liegen ventral, dort, wo beiderseits der Pigmentbogen auf die Rindenschicht trifft. Maße von *Calospiza mexicana* Brustfeder: 38×50 μ.

Der Cotingidentyp (Abb. 25 l). Die Cotingiden haben bei blauen Federn einen bogenartigen Ramusquerschnitt ausgebildet. Es handelt sich um eine nach unten geöffnete Hohlrinne aus einer Lage flacher Kästchenzellen, die dicht von Pigment unterlagert ist. Dieses durchsetzt alle ventral gelegenen Hornteile derart, daß es zunächst den Anschein erweckt, es läge frei unter den Kästchenzellen. Genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß auch hier das Melanin an Keratin gebunden ist. In den distalen und seitlichen Partien der Feder flacht der hohe Ramusquerschnitt immer mehr ab und wird schließlich breiter als hoch (Lackstruktur!). Radien sind schwach ausgebildet und weisen nach unten. Maße von *Cotinga cotinga* Rückenfeder: 72/112 × 64 μ (Tafel III, 9).

Der *Irena*-Typ (Abb. 35 m). Die lackblaue Rückenfeder von *Irena cyanea* ♂ weist einen abgeplatteten Ramusquerschnitt auf (Lackstruktur!). Unter einer Lage großer Kästchenzellen finden wir eine gut ausgebildete Pigmentschicht. Der zum Federaußenrand weisende Ramusrand ist nach unten umgebogen. Im Bogenteil werden, wie schon Haecker beschrieb, die Kästchenzellen flacher. Kurze Radien sind an den beiden Außenkanten der Rami ausgebildet und sind nach unten gerichtet. Maße von *Irena* Rückenfeder: 24 × 109 μ (Tafel III, 1).

Der *Pitta*-Typ (Abb. 25 n). Obwohl gerade bei den Pittiden eine große Mannigfaltigkeit des Ramusbaues zu finden ist und auch einfache Rami mit Blaureflex häufig vorkommen, gibt es in dieser Gattung einen bestimmten Sondertyp, der nur bei *Pitta* vorkommt. Er muß als einer derjenigen gelten, die die Blaureflexion am besten zur Geltung bringen. Es handelt sich um stark abgeplattete Federäste (Lackstruktur!), die unter der Rindenschicht eine Schicht bestausgebildeter Kästchenzellen aufweisen. Darunter sind die Markzellen dicht mit Pigment gefüllt. Stets weisen auch die seitlichen Partien Kästchenzellen auf, seltener dagegen die ventralen (*Pitta maxima*, Abb. 22). Die Radien sind oft völlig reduziert (*Pitta maxima*), in anderen Fällen liegen sie ventral als dunkle Abschirmung der Rami (*Pitta granatina*, Abb. 26 b + c). Maße von *Pitta sordida mülleri* Bürzelfeder: 38 × 155 μ (Tafel II, 1).

Die nachbarliche Anordnung der Rami.

In den einfacheren Fällen tritt in der normalen Anordnung der Federäste keine Aenderung ein. Wenn die Blaureflexion jedoch durch kompliziertere Bauverhältnisse zu besonders wirkungsvoller Darstellung kommt, erfährt auch das nachbarliche Verhältnis der Rami eine Um-

gestaltung. Da diese dann meist allein als Farbträger in Frage kommen, besteht die Tendenz einer gegenseitigen Annäherung und Verdichtung der färberisch wirksamen Fläche. Dies wird einmal durch die Verbreiterung des einzelnen Federastes begünstigt. Die durchschnittliche Ramusbreite beträgt z. B. bei *Pipra coronata* (Kopffeder) 48, *Cotinga* (Rückenfeder) 65, bei *Cyanerpes* (Kopffeder) 88, bei *Irena* ♂ (Rückenfeder) 109, bei *Pitta maxima* (Flügeldeckfeder) 144 und bei *Pitta sordida mülleri* (Bürzelfeder) 155 μ gegenüber 32 μ bei *Fringilla*

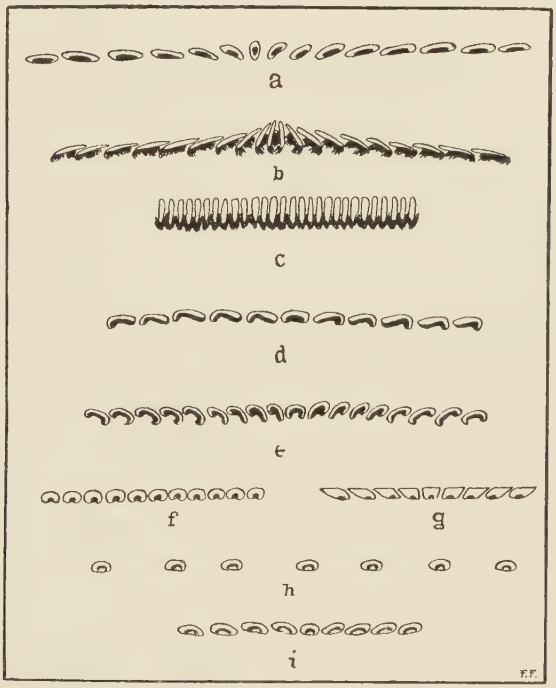


Abb. 26. Nachbarliche Anordnung der Federäste, dargestellt an schematisierten Querschnitten durch blaue Federn. a. *Pitta sordida mülleri*, b. *Pitta granatina* (Flügeldeckfeder), c. *Pitta granatina* (Kopfseitenfeder), d. *Irena cyanea* ♂, e. *Cotinga cotinga*, f. *Pipra coronata*, g. *Pipra iris* (weiße Kopffeder), h. *Calospiza caeruleocephala*, i. *Cyanerpes cyanus* (Kopffeder).

teydea (Rückenfeder). Dadurch wird natürlich schon bei normal gelagerten Rami eine genügende Farbdichte erreicht, wenn man berücksichtigt, daß die Federn in mehrfacher Lage dachziegelartig übereinander liegen. Ein derartiges Anordnungsschema der Ramusquerschnitte bei *Calospiza caeruleocephala* (Kopffeder) ist auf Abb. 26 h wiedergegeben. In Fällen besonders wirksamer Blaufärbung liegen jedoch die Rami so

dicht nebeneinander, daß sie sich fast mit ihren Seitenkanten berühren und eine einzige farbgebende Fläche bilden. Besonders wirkungsvoll ist dies natürlich bei flachbreiten Lackglanzrami. Auf Abb. 26 sehen wir Querschnitts-Schemata durch blaue Federn von *Pitta sordida mülleri* (a), *Irena cyanea* ♂ (d) und *Cotinga cotinga* (e). Besonders erwähnt werden sollen die Flügeldeckfedern und die blauen Kopfseitenfedern von *Pitta granatina* (b bezw. c). Die erste hat, im Querschnitt dünne, ziegelartig übereinandergreifende Rami, die ihre Pigmentabschirmung durch an der Ventralseite ausgebildete Radien erhalten. Im Gegensatz zu dieser Lackglanzfeder haben die Kopfseitenfedern Aeste mit hohem Glitzer-Querschnitt, die so eng aneinandergelegt sind, daß die Glitzererscheinung nicht auftritt und die Farbe stumpf wirkt. Die Abschirmung wird auch hier hauptsächlich durch die ventral ausgebildeten dunkel pigmentierten Radien vorgenommen. Die Feder wirkt beinahe schuppenartig, was bei kleineren Federn mit seitlich aneinandergelegten Rami meist der Fall ist, z. B. bei den Oberkopffedern von *Pipra coronata* (f) und *Cyanerpes cyanus* (i).

Die farbgebenden Faktoren der Blaufärbung.

Wenn wir nach der Darstellung der Strukturverhältnisse blauer Federn noch einen zusammenfassenden Blick auf das Zustandekommen der Blaufärbung auf Grund der Schwammstruktur richten, dann können wir sagen: Der für die blaue Farbe wichtigste Federbestandteil ist der Federast mit seinen Kästchenzellen. Die Intensität der blauen Farbe ist ausschließlich von der Reflexionshäufigkeit der blauen Strahlen, also von der Größe, Dichte und Menge der Mikrovakuolen in den Kästchenzellen abhängig. Dabei spielt die Breite des Ramus insofern eine große Rolle, als sich mit ihrer Zunahme auch die Reflexionsmöglichkeit erhöht. Alle anderen Struktur- und Pigmentfaktoren wirken nur modifizierend: der Ramus durch besondere Oberflächengestaltung mit Lichtzerstreuungs-, Glanz oder Glitzerwirkung; das Ramuspigment als Abschirmung unerwünschter Lichtbeimischungen und Verdunkelung bei schwächer ausgebildeter Blaustruktur zu Dunkelbau; die Radien, soweit vorhanden, durch verdunkelnde Pigmentierung und damit Beeinträchtigung der reinen Blaufärbung; ferner das Nachbarschaftsverhältnis der Rami durch Farbverstärkung bei dichter Lagerung.

2. Die Grünfärbung.

Abgesehen von grünem Schiller und von Einzelfällen (Pigment bei *Ithaginis*, *Somateria* u. a.) ist die grüne Farbe der Vogelfeder immer

eine Mischfarbe aus Gelb und Blau, bezw. Dunkelbraun. Die Gelbkomponente wird dabei durch gelben Diffusfarbstoff (Zooxanthin, Psittafulvin u. a.) oder durch gelbliches Melanin dargestellt. Ihre Verbindung mit dunkelbraunem Melanin zu olivgrünen Farbe habe ich im 1. Abschnitt der Arbeit besprochen. Es bleibt also noch die Kombination von Gelb und Blaustruktur zu beschreiben. Diese wurde, wie schon erwähnt, durch Kniesche (25) einer eingehenden Betrachtung unterzogen, die jedoch unvollständig blieb, da dem Autor manche interessante Farbzusammenstellung entging. Alle im folgenden Abschnitt behandelten Färbungen kommen durch Ueberlagerung der Blaustruktur mit einer Gelbkomponente zustande. Träger der gelben Farbe ist demnach immer die Rindenschicht der Federäste.

Zusammenwirken von Blaustruktur und diffus verteiltem gelbem Pigment.

Normale Gestaltung der Rindenschicht. — In den einfacheren Fällen von Grünfärbung behält die Rindenschicht des Ramus ihre normale Ausbildung bei oder verstärkt sich nur wenig. Der Querschnitt der Federäste gleicht also dem entsprechender blauer Federn. Die Rinde ist meist in voller Ausdehnung mit gelbem Farbstoff durchtränkt. Diese Bauverhältnisse finden wir bei allen grünen Papageienfedern (Tafel IV, 9), bei denen im übrigen auch die Radienbasis mit Psittafulvin pigmentiert ist. Je nach dem Grad der Ausbreitung des Melanins in den Radienspitzen wird die Färbung heller oder dunkler. Ebenso entsteht die gelbgrüne Farbe von *Kitta chinensis* (Tafel IV, 2). Einen feststehenden Bautyp verkörpern die grünen Federn von Meropiden, z. B. *Merops apiaster*, *Nyctiornis amictus* (Tafel IV, 5), *Nyctiornis ashertoni* usw. Hier ist der Ramusquerschnitt gewissermaßen pilzförmig, d. h. der obere Teil mit Kästchenzellen und Pigmentunterlage sitzt wulstartig über einem schmäleren, Markzellen enthaltenden Unterteil. Die Rindenschicht ist dorsal etwas verdickt und mit Lipochrom durchtränkt. Radien setzen seitlich an und sind melanotisch pigmentiert. Dadurch entsteht die dunkle Tönung der Grünfärbung. Auch in schwach grünlichen Federn, die meist nur gering entwickelte Blaustruktur aufweisen, entsprechen die Bauverhältnisse dem eben dargestellten Prinzip: Die normal ausgebildete Rindenschicht wird lipochromatisch gelb gefärbt. Oft kommt es hierbei nur in den Radienspitzen zur Melaninablagerung. Als Beispiele seien *Chloris*, *Phylloscopus*, *Oriolus* und *Picus* genannt.

Umgestaltete Rindenschicht. — Die meisten gut ausgeprägten Fälle von Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur sind jedoch

mit einer Umgestaltung, d. h. Verstärkung der Rindenschicht verbunden. Damit wird der in solchen Fällen besonders gut ausgebildeten Blaustruktur eine entsprechende Gelbkomponente beigegeben. Es ist nun die auffällige Tatsache zu verzeichnen, daß diese Umbildung der Rindenschicht meistens zur Glitzerstruktur führt. Dies ist vielleicht so zu erklären, daß eine optisch wirksame Verstärkung nur nach der Dorsalseite der Feder hin möglich ist. Da es aber auch Rindenverstärkung ohne spitze Gestaltung geben kann (siehe Goldfärbung!), scheint es in der „Absicht" der Natur zu liegen, die Glitzerwirkung zu erzielen. Ihre Entstehung könnte durch mutative und selektionistische Einflüsse erklärt werden.

Betrachten wir nun derartige grüne Federn, so sehen wir bei der Rückenfeder von *Xanthura luxuosa* einen runden, von Pigment und Kästchenzellen konzentrisch erfüllten Raum, über dem sich ein dicker, gelb pigmentierter Wulst erhebt (Tafel IV, 4). Die Feder ist also der blauen desselben Vogels gegenüber (Tafel IV, 3) schon stark umgestaltet. In den meisten Fällen kann man aber einen spitz pyramidenartigen, basal abgerundeten Ramusquerschnitt feststellen. Der basale Teil enthält die Kästchenzellen und das abschirmende Pigment und ist verschiedenartig gestaltet. Er kann sehr flache Form haben (*Chlorophanes spiza*, Tafel V, 9; *Calospiza chilensis*, Tafel IV, 6; *Chloropsis hardwicki*, *Aulacorhamphus caeruleigularis*, Tafel VI, 8 usw.) oder sich der spitzen Ramusform anpassen (*Calyptomena viridis* und *hosei*, Tafel V. 3, *Chlorochrysa phoenicotis*, Tafel V, 1 und *Ch. calliparaea* u. a.). Oft läßt sich an der Anordnung der Kästchenzellen noch der Grundbautyp erkennen, z. B. bei *Calyptomena* und den Tanagriden, wo oft eine kleine ventrale Kästchenzelle erhalten bleibt. Die Rindenschicht ist häufig so hoch und dadurch die Gelbüberlagerung so stark, daß der Blaueffekt nur an den Ramusseiten wirklich Grün entstehen läßt, während die Ramusmitte von oben gesehen gelb bleibt. Bei seitlicher Betrachtung wirken solche Federn daher bläulicher als in der Aufsicht (*Calyptomena*). Radien setzen seitlich an der Basis an und sind meist melanotisch pigmentiert. Sie sind oft an den Federspitzen rückgebildet oder nicht vorhanden. Ihr Einfluß auf die Färbung ist verdunkelnd. — In Anbetracht der abweichenden Bauart seien einige Querschnittsmaße von grünen Glitzerfedern gegeben: *Calospiza chilensis* (Kopffeder) Höhe des ganzen Ramus 120, größte Breite des ganzen Ramus 48, Höhe der Rindenschicht 88 μ; *Chlorophanes spiza* (Rückenfeder) 88 bezw. 35 bzw. 70 μ; *Calyptomena viridis* (Rückenfeder) 95 bzw. 40 bzw. 48; vergleichsweise sei erwähnt, daß die Rindenschicht bei blauen Federn von *Calospiza chilensis* nur 1—2 μ stark ist

Zusammenwirken von Blaustruktur und gelbem Melanin.

Kniesche (25) beschrieb u. a. vom Teichhuhn (Rückenfeder) und vom Grünspecht (Rückenfeder) eine Einlagerung von bräunlichem Melanin in der von gelbem Lipochrom pigmentierten Rindenschicht olivgrüner Federäste und meinte, daß diese Anordnung sich nur in sehr wenigen Fällen fände. Es ist ihm jedoch entgangen, daß Grün grundsätzlich auch durch Kombination von Blaustruktur und Melanin zustande kommen kann. Untersuchen wir z. B. den kreiselförmigen Ramusquerschnitt grüner Rückenfedern von *Momotus momota*, so finden wir in der Rindenschicht dichte Lagerung von gelben Melaninkörnchen (Tafel VI, 1). Lipochrom läßt sich nicht feststellen und ist anscheinend bei dieser Art überhaupt nicht ausgebildet. Auf die gleiche Weise kommt die grüne Farbe bei Eisvögeln zustande, die ja auch selten Lipochrom hervorbringen. Auf dem Querschnitt durch einen Federast der olivgrünen Nackenfeder von *Halcyon concreta* (Tafel VI, 3) sehen wir wieder die dorsale Rinde mit gelbem Melanin angefüllt, während die Abschirmung der Blaustruktur ebenso wie bei *Momotus* dunklem Melanin zufällt. Auch die dunkelgrünen Federn vieler Pittiden z. B. *Pitta strepitans concinna* (Tafel VI, 6) und *Pitta sordida* sind in gleicher Weise durch gelbes Melanin pigmentiert, doch scheint hier gleichzeitig, ebenso wie bei *Gallinula chloropus*, gelbes Lipochrom vorhanden zu sein. Radien sind in den bisher genannten Fällen immer ausgebildet und tragen durch ihre Melaninpigmentierung zur Verdunkelung und Olivfärbung bei. Eine Abwandlung dieser Färbung kommt bei *Pitta sordida novaeguineae* durch Verbreiterung der Rami, Ausfall der dunkel gefärbten Radien und intensive gelbe Melanineinlagerung in der Rindenschicht zustande. Der Farbeindruck ist glänzend grüngoldig (Tafel VI, 2).

Sicherlich ist das Zustandekommen von Grün durch Kombination der Blaustruktur mit gelbem Melanin noch weiter verbreitet. Jeder Vogel, der Grün in seinem Gefieder hat, ohne sonst Lipochrom auszubilden, ist in dieser Hinsicht verdächtig.

Die farbgebenden Faktoren der Grünfärbung.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die grüne Färbung der Vogelfeder, soweit sie auf der Grundlage der Blaustruktur entsteht, durch Ueberlagerung der Kästchenzellen mit gelbem Pigment zustande kommt. Dieses kann diffus lipochromatischen Charakter haben oder ein Melanin sein. Die Intensität der grünen Farbe ist durch die Intensität von Blaureflex und Gelbfärbung bedingt, letztere ist abhängig von der

Dicke der Farbschicht und ihrer Konzentration. Besondere Ramusform wirkt modifizierend, z. B. Glitzer. Ebenso spreche ich im Gegensatz zu Kniesche (25) vorhandenen Radien einen farbmodifizierenden Einfluß zu, indem sie bei melanotischer Pigmentierung die Grünfärbung verdunkeln und einen Oliveinschlag verursachen.

3. Die Goldfärbung.

Eine sehr eigentümliche, bisher völlig unbekannt gebliebene Struktur liegt der Goldfärbung bei Tanagriden zugrunde, auf die bisher nur Haecker (21) ganz kurz eingegangen ist. Bei Betrachtung von Querschnitten durch die goldfarbene Bürzelfeder von *Tanagrella velia signata* finden wir über den basal liegenden Kästchenzellen eine mächtig verdickte Rindenschicht (Tafel VI, 10). Sie hat eine gleichmäßig konvexe Dorsalwölbung und in der Mitte eine Stärke von 20 gegenüber 3 μ der violetten Flügeldeckfeder. Das Charakteristische an der Rindenschicht ist nun ihr schichtiger Aufbau. Es sieht so aus, als ob eine Hornschicht auf der anderen im Bogen über die Kästchenzelle gelegt sei. Die Pigmentierung der Federäste wird durch gelbes Lipochrom erzielt, das die ganze Rindenschicht erfüllt. Die Radienausbildung ist an den Federspitzen auf ein bedeutungsloses Maß reduziert, so daß die Goldfärbung allein von den Rami ausgeht. Eine Melaninabschirmung der Kästchenzellen ist bei dieser Feder nicht vorhanden. Die eben geschilderte Bauart haben auch Flügeldeckfedern von *Calospiza cyanicollis granadensis*, die jedoch eine rötlichere Goldfärbung aufweisen (Tafel VI, 12). Dies rührt von dem hell bräunlichen Melanin her, das dünn verteilt über den Kästchenzellen in der lipochromatisch gelbgefärbten Rindenschicht eingelagert ist. Es bildet auch eine ventrale Abdeckung der Blaustruktur. Die noch dunkler ausgeprägte Bronzefärbung der Kopffedern von *Calospiza nigrocincta franciscae* ist verstärkter Melaninüberlagerung der Kästchenzellen zuzuschreiben (Tafel VI, 11). In diesem Falle ist außerdem dunkles Melanin unter den Kästchenzellen ausgebildet.

Das Zustandekommen der Goldfärbung.

Da das Zustandekommen der Goldfärbung nicht ohne weiteres einleuchtend erklärbar ist, müssen wir eine Reihe von Versuchen und Ueberlegungen anstellen. Wenn man den Anteil der einzelnen Faktoren an der Färbung bestimmt, so ist man zunächst geneigt, in anbetracht der vorwiegenden Gelbkomponente einen wesentlichen Anteil der Blau-

reflexion abzulehnen. Dies ist aber keineswegs so, wie folgender Versuch zeigt. Wir verletzen die Kästchenzellen einiger Rami und betten die zu untersuchende Feder in Kanadabalsam ein. Während die Federäste sonst ihre Färbung beibehalten, ist diese an den verletzten Stellen völlig erloschen. Die Kästchenzellen sind mit Balsam erfüllt und zeigen keine Reflexionserscheinungen mehr. Nur bei durchfallendem Lichte erkennen wir die gelbliche Lipochrompigmentierung der Rindenschicht. Die Goldfärbung ist demnach ein Produkt aus Blaustruktur und überlagerter Gelbkomponente. Wir müßten jedoch auf dieser Grundlage Grünfärbung erwarten.

Nun ist es auffällig, daß der goldenen Feder von *Tanagrella velia* die Melaninunterlage der Kästchenzellen fehlt. Wie wir aus dem allgemeinen Teil unserer Blaustruktur-Untersuchungen wissen, ist diese aber bei intensiver Blauerzeugung zur Abschirmung anderer Lichtwellen notwendig. Man kann also an und für sich mit gutem Recht folgern, daß das Fehlen der Melaninunterlage keine ausreichende Blaureflexion zuläßt und daß damit die Kästchenzellen nur noch als lufthaltige Markzellen wirksam sind, die die Gelbfärbung der Rindenschicht reflektorisch verstärken. Diese Erklärung gibt auch Haecker (21) für die goldgelbe Bürzelfeder einer „*Tanagra lutea*“ (welche Art er damit meint, ist leider nicht mehr feststellbar). Diese Beweisführung erhält jedoch keine Stütze, wenn man die ebenfalls goldgefärbte Nackenfeder von *Calospiza franciscae* zum Vergleich heranzieht. Denn hier findet man eine Abschirmungsschicht von dunklem Melanin unter den Kästchenzellen, die zwar nicht besonders dick, jedoch durchaus geeignet ist, einen gutausgebildeten Blaureflex zu erzeugen. Trotzdem ist die Feder nicht grün, sondern golden gefärbt. Auch Haeckers Feststellung, daß die von ihm untersuchte goldgelbe Feder auf dunkler Unterlage grün wirkte, kann ich bei den von mir untersuchten Federn nicht bestätigen. Die Goldfärbung bleibt in diesem Falle völlig unversehrt erhalten.

Einer weiteren Ueberlegung zufolge könnte es sich bei der Goldfärbung der Tanagriden um besondere Strukturfarben handeln, z. B. um schillerähnliche Farben dünner Blättchen. Auch diese Erklärung scheint auf den ersten Blick sehr annehmbar zu sein. Man kann nämlich beim Hin- und Herwenden goldgefärbter Gefiederpartien einen Farbumschlag beobachten, der sich bei *Tanagrella velia signata* auch auf die an den goldenen Bürzel anschließenden blauvioletten Oberschwanzdecken erstreckt. Letztere haben denselben Bau wie die goldenen Federn, nur ist die Rindenschicht nicht mit Lipochrom angefärbt (Tafel VI, 9). Bei diesem Vogel weisen alle Federn — goldene wie

blaue — bei seitlicher, gegen das Licht gerichteter Betrachtung rötlich goldenen, besser kupfernen Glanz auf. Mit dem Auftreten rötlicher Färbung ist aber schon die Annahme eines dünnen Blättchens ad absurdum geführt, da dann bei Vergrößerung des Einfallswinkels Blau in Erscheinung treten müßte. Die eben erwähnte rötliche Färbung ließe sich allerdings durch Gitterfarben erklären, die durch feinste Längsrillen auf der Oberfläche der Federäste entstehen könnten, bei Einbettung in Kanadabalsam jedoch infolge Verschwindens der unterschiedlichen Brechungsexponenten von Luft und Horn vorloren gehen müßten. Dies ist aber, wie wir vorhin gesehen haben, nicht der Fall.

Die einzige Erklärungsmöglichkeit, die nach diesen Ueberlegungen noch bestehen bleibt, ist die besondere Bauart der Rindenschicht goldgefärbter Rami. Ihre Dicke und ihre eigentümliche Schichtung scheinen ganz bestimmte Brechungserscheinungen zu bedingen, die physikalisch schwer errechenbar sind. Jedenfalls spricht für eine solche Erklärung das Vorkommen dieses Bautyps bei allen untersuchten goldenen Federn und außerdem die Beobachtung, daß zur Ramusbasis hin mit zunehmender Vereinfachung des Querschnitts Grünfärbung auftritt. Eine besondere Erklärung verlangt nun noch der Farbumschlag ins Rötliche, den wir bei flacher, gegen das Licht gerichteter Betrachtung wahrgenommen haben. Es handelt sich hierbei lediglich um eine uns schon bekannte Erscheinung, die „Umkehrung“ des Blaureflexes. Bei ganz seitlicher Betrachtung gelangen nämlich nicht mehr die reflektierten blauen Strahlen in unser Auge, sondern die von den Kästchenzellen durchgelassenen roten. Der rötliche Farbeffekt tritt infolgedessen auch nie auf, wenn sich Betrachter und Lichtquelle auf derselben Seite der Feder befinden, wenn man, mit anderen Worten, mit dem Lichte schaut. Durch die besonderen Wölbungsverhältnisse der Ramusrinde wird diese Erscheinung schon bei schrägem Einfalls- bezw. Betrachtungswinkel sichtbar.

4. Die Violettfärbung.

Außer der bei Vögeln weit verbreiteten Erscheinung des Violettschillers und der nur bei Fruchttauben und Cotingiden ausgebildeten der Violettpigmentierung gibt es violette Federfärbungen auf der Grundlage der Blaustruktur. Diese sind, abgesehen von einigen Andeutungen Haeckers (21), nur von Görnitz & Rensch (15) eingehender untersucht worden, die drei Möglichkeiten für ihr Zustandekommen beschrieben: 1. Kombination der Blaustruktur mit rotem Lipochorm (Zooerythrin), 2. Kombination der Blaustruktur mit untergelagertem rotbraunen Melanin (Phaeomelanin) und 3. Kombination der Blaustruktur mit dilut verteiltem,

untergelagertem dunklen Melanin (Eumelanin). Ich habe außer dem von diesen Autoren behandelten Material noch sehr viel mehr untersuchen können und habe vor allem in allen Fällen Mikrotomschnitte angefertigt. Allgemein läßt sich sagen, daß die hier behandelte Art der Violettfärbung doch nicht ganz so selten vorkommt, wie G. & R. meinen. Wir werden das unten noch sehen. Während ich alles von G. & R. über die 1. und 2. Kombinationsmöglichkeit Gesagte bestätigen kann, fand ich in allen den Fällen, die von diesen Autoren durch Zusammenwirken von Blaureflex und dilut verteiltem Eumelanin erklärt wurden, eine wesentlich andere Entstehungsursache.

Untersuchungen über die Entstehung der Violettfärbung.

Auch bei violetten Federn hat die Blaureflexion ihren Sitz in den Federästen. Die violette Farbe kann als Mischfarbe aus Blau und Rot einmal zustandekommen durch Kombination der Blaureflexion mit rotem Pigment, sei es Zooerythrin oder rötliches Melanin, oder durch innere Strukturänderung der Kästchenzellen in Verbindung mit einer dunkelbraunen Melaninunterlage. Sicher sind in vielen Fällen beide Entstehungsmöglichkeiten gemeinsam an dem Zustandekommen der Färbung beteiligt. Doch läßt sich dies meist schwer nachweisen. Sicher ist es der Fall bei *Nyctiornis amictus*.

Violettfärbung durch Kombination von Blaustruktur mit rotem Pigment.

1. Rotes Zooerythrin.

Rotkomponente in der Ramus-Rinde. — Ohne größere Veränderungen des Ramusquerschnittes weisen einige Finkenvögel Zooerythrin in dünner Verteilung auf (Tafel VIII, 3 + 4). Dieses pigmentiert die ganze Rindenschicht gleichmäßig. Im Gegensatz zu dieser einfachen Bauweise haben die Rami dunkelvioletter Glitzerfedern einiger Pittiden komplizierte Umbildungen durchgemacht. Während sich der Ramusquerschnitt der Bauchfeder von *Pitta baudi* (Tafel VIII, 6) noch einigermaßen an die uns schon bekannten Schemata anordnen läßt, zeichnen sich die Federäste der Brust- und Rückenfedern von *Pitta granatina* (Tafel VIII, 7 + 8) durch besondere Bildungen aus, worauf schon Görnitz & Rensch (15) aufmerksam machten. Die Rindenschicht bildet hier über der sehr dicht melanotisch pigmentierten Ramusbasis einen hohen schmalen Kamm, der intensiv mit Zooerythrin gefärbt ist. Wir kennen ähnliche Verhältnisse von grünen Glitzerfedern. Das Besondere an den violetten

Federn von *Pitta granatina* ist aber die den Kamm bis in seine Spitze begleitende hohe Kästchenzelle. Diese ist so schmal, daß ihre Seitenwände fast aneinander stoßen. Basalwärts schließen sich eine oder mehrere kleine Kästchenzellen an. Radien sind ausgebildet und dienen, ebenso stark wie der Ramus pigmentiert, zur Abschirmung der Blaureflexion und Verdunkelung der Violettfärbung. Auch bei einigen Papageien ist die ganze Rindenschicht der Federäste mit Zooerythrin durchtränkt, z. B. bei der Bauchfeder von *Vini australis* (Tafel VIII, 1).

Zooerythrin in Radien. Im allgemeinen aber entsteht Violett bei Papageien in der von Görnitz & Rensch beschriebenen Weise. Der Farbstoff ist vorwiegend in den Radien, mitunter auch ventral im Ramus verteilt und bildet so eine gewissermaßen neben gelagerte Rotkomponente zu dem Blaureflex. Der Ramusquerschnitt ist ganz vom Papageientyp.

Zooerythrin ventral im Ramus. Auch dieser Fall wurde schon von Görnitz und Rensch bei der Stirnfeder von *Nyctiornis amictus* beschrieben (Tafel VIII, 2). Der Ramus hat einen birnförmigen Querschnitt und erinnert in seiner Form an die grüne Bienenfresserfeder. Unter einer farblosen Rindenschicht und einer Lage hoher Kästchenzellen liegt eine mächtige Zooerythrinschicht, die im Schnitt orangefarbig aussieht. Seitlich und in den Radien findet man gelbrotbraune Melanineinlagerungen. Bei dieser Feder ist also die Rotkomponente untergelagert. Gleichzeitig ist, wie ich feststellen konnte, die Intensität des Blaureflexes sehr gering, so daß ein hell rötliches Violett zustandekommt.

2. Rotbraunes Melanin.

Das Melanin als Unterlage der Kästchenzellen. In den im Querschnitt runden Rami der Brustfedern von *Poëphila gouldiae* (Tafel VI, 4) und der Kopfseitenfedern von *Granatina granatina* (Tafel VII, 9) liegen unter den Kästchenzellen eine oder mehrere Lagen von kastanienrotem Melanin. Auch die Radii sind ebenso pigmentiert, wenn sie auch bei *Granatina* verkümmert sind. Die besonders intensiv gefärbten und großen Pigmentkörner bei *Poëphila* bilden natürlich eine hervorragend wirksame Rotkomponente und lassen ein reines, helles Violett entstehen. Dagegen ist die Färbung von *Granatina* schwächer entwickelt. Nach demselben Prinzip entsteht die bei vielen Eisvögeln auftretende Violettfärbung. Die Oberseite von *Halcyon coromanda rufa* z. B. weist einen normalen *Halcyon*-Ramusquerschnitt auf, der an Stelle von dunklem Melanin ein Lage von rotbraunem Melanin erkennen läßt (Tafel VIII, 8). Die von Görnitz & Rensch schon beschriebenen hellvioletten Bürzelfedern von *Ceyx erithacus* haben einen *Alcedo*-ähnlicheren flachen Ramus-

querschnitt (Tafel VII, 5). Die rotbraune Melaninunterlage ist noch dichter und massiger. Die Radien sind mit demselben Pigment erfüllt. Auch in den birnförmigen Querschnitt der schwachvioletten Brustfederäste von *Cittura c. cyanotis* ist, wenn auch schwächer ausgebildet, eine Unterlage von rötlichem Melanin zu finden (Tafel VII, 10). Ein sehr schönes Violett zeichnet die Außenfahnen der Handschwingen von *Acryllium vulturinum* aus. Querschnitte durch die Federäste zeigen uns eine gut ausgebildete Lage von Kästchenzellen unter der Rindenschicht der dorsalen und lateralen Teile. Die Kästchenzellen sind ihrerseits von kleinen Päckchen rötlichen Melanins unterlagert, während der Mittelraum von luftgefüllten Markzellen gebildet wird (Tafel VII, 12).

Das Melanin als Unterlage und Ueberlagerung. Diese Anordnung ist bei den Raken zu finden, z. B. in den blaßvioletten Brustfedern von *Coracias caudata* (Tafel VII, 3) und den braunvioletten von *Eurystomus afer* (Tafel VII, 4). Der Ramusquerschnitt weicht durch etwas höhere Gestalt ein wenig von dem normalen Rakentyp ab. Unter den Kästchenzellen ist eine Schicht von rötlichem Melanin feststellbar. Außerdem liegt jedoch eine dünne Lage desselben Pigmentes beiderseits in der Rindenschicht und greift bei *C. caudata* sogar etwas auf die Dorsalseite über. Auch die Radien sind mit rötlichem Pigment gefärbt.

Violettfärbung durch Strukturänderung der Kästchenzellen.

Görnitz & Rensch (15) glaubten außer den eben besprochenen Kombinationsmöglichkeiten von Blaustruktur und rotem Pigment eine weitere gefunden zu haben, bei der mehr oder weniger dunkelbraunes Eumelanin an der Färbung teil hätte. Als Beispiel nannten sie die violette Flügeldeckfeder von „*Tanagra sclateri*“ = *Thraupis cana sclateri*. Sie führten die Violettfärbung auf die „dilute Verteilung des Eumelanins“ zurück. Diese wollten sie 1. gesehen und 2. durch experimentelle Prüfung nachgewiesen haben. Wenn sie nämlich eine normal blaue Feder zwischen Metallplatten preßten, nahm diese deutlich violette Färbung an, da „die ursprünglich intensive Melaninunterlage der Kästchenzellen gewissermaßen durch Auswalzen in eine dilute“ verwandelt werden sollte. Bei weiterem Pressen ging der Blaureflex „infolge Zerstörung der Kästchenzellen“ verloren. Nun läßt sich jedoch auf Ramusquerschnitten von *Thraupis cana sclateri* keinerlei dilute Verteilung des Melanins beobachten (Tafel V, 4). Die Pigmentunterlage ist völlig normal und dicht wie bei reinblauen Federn ausgebildet.

Andererseits ist dies aber in vielen anderen Fällen von Violettfärbung auch der Fall. Vergleicht man z. B. die violette Kehlfeder von *Calospiza chilensis* (Tafel V, 8) mit der metallgrünblauen Bauchfeder, die violette Brustfeder von *Cyanerpes cyaneus* mit der hellblauen Kopffeder (Tafel V, 7), die violette Flügeldeckfeder von *Coracias caudata* (Tafel VII, 1) mit der blaßgrünblauen Bauchfeder (Tafel VII, 7), die hellbläuliche Brustfeder mit der hellvioletten Bauchfeder von *Porphyrio*, so läßt sich weder ein Unterschied in der Ausbildung der Pigmentunterlage noch sonst im Bau feststellen. Auch violette Federn von *Cyanocorax*, von *Grandala coelicolor* (Tafel VIII, 5), *Momotus momota* (Tafel II, 3), *Tanagrella velia signata* (Tafel II, 2) und vielen anderen lassen nie eine dilute Melanininunterlage erkennen. Das Gleiche gilt für die Radienpigmentierung, so weit sie überhaupt an der Färbung teil hat. Bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht sieht man auch, daß es der Ramus ist, der einmal blau und das andere Mal violett reflektiert. Es bleibt als Ursache des Farbunterschiedes Blau-Violett also nur die innere Struktur der Kästchenzellen übrig. Eine Umgestaltung derart, daß etwa an Stelle der blauen Wellenlängen des Lichtes nur die noch kürzeren violetten zurückgeworfen würden, ist nicht anzunehmen, da von trüben Medien nur ein ausgesprochen blauer Farbeindruck bekannt geworden ist. Es muß sich also um eine Aenderung der Schwammstruktur handeln, die die Rotkomponente des braunen Pigmentes an der Färbung teilnehmen läßt. Da diese nur von geringer Intensität ist, muß auch der Blaureflex erheblich schwächer werden, wenn dieser Fall eintreten soll. Wir wissen nun aus den Untersuchungen über die Intensität der Blaufärbung, daß der Wechsel von Hellblau über Dunkelblau nach Violett mit der Größenzunahme der Mikrovakuolen in den Kästchenzellen Hand in Hand geht. Die dadurch bedingte Abnahme des Blaureflexes läßt die Melanininunterlage mehr und mehr an der Färbung teilhaben. Bei violetten Federn muß also die Schwammstruktur besonders großporig und damit der Blaureflex besonders schwach sein. Eine Prüfung der eben gegenübergestellten violetten und blauen Federn gleicher und verschiedener Vogelarten im durchfallenden Lichte ergibt eine völlige Bestätigung dieser Annahme. Der Intensitätsunterschied der hierbei entstehenden Rotstrahlung ist überraschend groß. Bei violetten Federn hat man manchmal kaum mehr den Eindruck roter Färbung. Es ist erklärlich, daß bei so geringem Blaureflex die Farbkomponente des untergelagerten Melanins gut zur Geltung kommen muß. Die erzielte Violettfarbe wird sich dabei einmal nach der Blauintensität und zum anderen nach

der Rotkomponente des Melanins richten, das im Ramus und — soweit ausgebildet — in den Radien vorhanden ist. In den meisten auf dieser Basis zustandekommenden Fällen von Violettfärbung wird das Melanin nicht gerade das dunkelste sein; ein braunes oder dunkelbraunes hat immer eine genügend wirksame Rotkomponente.

Wenn wir nun noch einmal zu der Darstellung von Görnitz & Rensch (15) zurückkehren, so muß betont werden, daß beide Autoren den färberischen Anteil der Rotkomponente des dunkelbraunen Melanins richtig erkannt haben, sich jedoch über die eigentliche strukturelle Ursache der Erscheinung nicht klar geworden sind. Auch ihrem Preßexperiment haben sie eine falsche Deutung gegeben. Nicht die kompakte widerstandsfähige Pigmentschicht wird durch Druck verändert, sondern zuerst die porige Schwamm-Masse der Kästchenzellen. Beim Zusammenpressen zwischen Metallplatten werden mit zunehmendem Druck immer mehr Mikrovakuolen zusammengequetscht und kommen für die Blaureflexion nicht mehr in Frage. Es wird also zunächst eine Blauverdunklung, dann eine Violettfärbung und schließlich ein völliges Erlöschen der Reflexerscheinung bemerkbar sein.

Die Bauverhältnisse dieser Gruppe weichen im allgemeinen nicht sehr von der normalen Ausbildung der Federäste ab, da es ja nur die innere Feinstruktur ist, die anders gestaltet wird. So kann man, wie schon erwähnt, bei Tanagriden, *Cyanerpes*, *Cyanocorax* u. a. überhaupt keinen mit dem Lichtmikroskop sichtbaren Bauunterschied feststellen. Als Besonderheit möchte ich nur die violettblaue Nackenfeder von *Momotus momota* (Taf. II, 3) erwähnen, die einen der umfangreichsten Ramusquerschnitte hat. An ihrem Ursprung haben die Federäste eine aufrechte Hochstellung, kommen aber durch eine allmähliche Drehung zu einer Querlage, so daß sie eine möglichst große, infolge ihrer dichten Lage nahezu geschlossene glänzende Oberfläche bilden. Weiter ist der Ramusquerschnitt von *Grandala coelicolor* (Tafel VIII, 5) erwähnenswert. Hier ist über einer Pigmentunterlage nur eine große pyramidenförmige Kästchenzelle ausgebildet, über der sich ein stark melanotisch pigmentierter Kamm der Rindenschicht erhebt. Auch die basal entspringenden Radien sind stark gefärbt. Die hohe spitze Ramusform kennzeichnet eine gutentwickelte Glitzerstruktur.

Die Puderfärbung.

Es ist Spöttels (43) Verdienst, als Erster auf den Anteil des Puders an der Färbung der Vogelfeder hingewiesen zu haben. Durch ihn wurde 1914 das sogenannte „Taubenblau“ beschrieben, das durch

eine Anreicherung feinster Hornpartikelchen auf der Oberfläche der Federbestandteile zustande kommt. Aehnlich wie die feinen Poren der Blaustruktur stellen die Puderteilchen ein trübes Medium dar, welches die blauen Wellen des Lichtes bevorzugt reflektiert. Schüz (41) wies 1927 in seiner ausgezeichneten Arbeit über die Puderbildung nach, daß Puderfärbung allgemein nicht nur auf Tauben beschränkt ist, sondern bei den verschiedenartigsten pudererzeugenden Vogelgruppen vorkommt. Seine Ansicht ist, „daß Puder zwar sehr oft für Graufärbung von Bedeutung ist, in zweiter Linie auch für die Dämpfung von Metallfarben (= Schillerfarben F.), daß aber in den übrigen Fällen eine besondere Beziehung zur Gefiederfärbung offenbar nicht vorliegt". Der Puder wird örtlich an der betreffenden Feder oder auch durch besonders ausgebildete Puderdunen erzeugt. Er entsteht durch Zerfall der Keratinsubstanz. Seine Gestalt ist stäbchenförmig oder rundkörnig. Die wesentlichste Bedeutung des Puders ist der Nässeschutz des Gefieders.

Ich habe nun im Laufe meiner Untersuchungen Beobachtungen über die Puderfärbung gemacht, die über den Stand unseres bisherigen Wissens hinaus einiges Neue bringen. Zunächst möchte ich allgemein die optischen Bedingungen für die Puderfärbung erörtern. Erinnern wir uns an das erste Kapitel dieses Abschnittes, in dem die Reflexionserscheinungen an der Vogelfeder behandelt wurden! Ich erwähnte dort schon, daß eine unregelmäßig oder gar körnig ausgebildete Hornoberfläche an sich bereits zu diffuser Reflexion des Lichtes führt. Eine solche körnige Oberfläche stellt nun der Puderüberzug auf der Feder im einfachsten Falle dar. An seinen feinen Hornpartikelchen wird das Licht regellos hin- und hergeworfen. Durch diese diffuse Reflexion wird, wie wir wissen, Weißfärbung erzeugt. Das entscheidende Moment bei der Puderfärbung ist, daß diese Reflexion bereits über der eigentlichen Oberfläche des betreffenden Federradius oder auch -ramus stattfindet und durch Pigmenteinlagerung nicht wesentlich beeinflußt werden kann. Während an einer puderlosen, intensiv gefärbten Feder der größte Teil des auffallenden Lichtes durch Absorption ausgelöscht wird, kann dies bei einer gepuderten Feder nur mit einer geringeren Lichtmenge geschehen. Ein großer Teil ruft über der Federoberfläche bereits eine Weißfärbung hervor, die sich mit der darunter entstandenen Absorptionsfarbe der Pigmentierung vermischt. Am besten wird die Weißfärbung durch Puder an nicht pigmentierten Federn zur Geltung kommen, da hier am wenigsten Licht absorbiert wird. Eine Mischung von Weiß mit anderen Farben verleiht diesen einen grauen Charakter,

der je nach der Intensität und Eigenfarbe des Pigmentes verschieden in Erscheinung tritt. Bei dunklem Farbstoff wird ein typisches Grau entstehen, bei rötlichem ein zartgraues Rot. Schillerfarben werden, wie Schüz (41) richtig bemerkte, durch Puder gedämpft, da ein großer Teil des Lichtes durch die diffuse Reflexion gebunden wird und nicht zur Bildung von Interferenzerscheinungen an den dünnen Blättchen beitragen kann.

Bisher war immer nur von der Entstehung weißer, grauerzeugender Farbe auf Grund von Puderstruktur die Rede. Wir wissen aber durch Spöttel (43), daß auch schwache Blaureflexion durch Puder hervorgerufen werden kann. Sp. gab an, daß die Puderstruktur „in dünner Lagerung bläulich-weiß, in dichter milchweiß" reflektiert. Ich nehme an, daß der Autor den Begriff „dicht" für die Dicke der Ablagerungsschicht gebraucht hat, da er ihn ja in Gegensatz zu der „dünnen Lagerung" setzt. Ich kann mich dieser Erklärung Spöttels nicht anschließen. Dünne und dicke Ablagerung der gleichen Pudersubstanz könnte sich doch wohl nur in der geringeren oder vermehrten Intensität der erzielten Weißfärbung äußern. Ich glaube vielmehr, daß die verschiedene Farbwirkung (bläulich, weiß oder Zwischenstufen) durch verschiedene Größenordnungen der Puderkörnchen zustande kommt. Wir sahen bei Betrachtung der Blaustruktur, daß der Blaueffekt von der Feinheit der luftgefüllten Mikrovakuolen in den Kästchenzellen abhängig ist. Je kleiner deren Größenordnung, desto intensiver ist das entstehende Blau. Wir wissen ferner, daß die blauen, also kurzen Wellenlängen des Lichtes nur dann bevorzugt zurückgeworfen werden, wenn die Ausmaße der beiden gemischten Medien Horn und Luft geringer sind als die der Lichtwellen (siehe Seite 478!). Es ist nun anzunehmen, daß auch an der Puderauflage nur dann Blaureflexion möglich ist, wenn die einzelnen Puderbestandteile oder die zwischen ihnen befindlichen Lufträume kleiner als Lichtwellenlängen sind. Es wäre also zu erwarten, daß weiß reflektierende Puderstruktur große, blau reflektierende kleine Körner hat. Dies würde sich auch mit Spöttels Beobachtung über die Ablagerungsdicke des Puders vereinbaren lassen, da kleine Körner weniger Raum einnehmen als große und somit die blau reflektierenden Puder dünnere Lagen bilden würden. Bei der Blauentstehung durch Puderauflage muß auch noch berücksichtigt werden, daß eine dichtere Lagerung der Körner kleiner dimensionierte Luftzwischenräume schafft. Im Vergleich zur Blaustruktur kann das Puderblau nie so intensiv ausgebildet sein, weil die Schichtdicke des trüben Mediums und damit die Reflexionshäufigkeit immer nur einen Bruchteil von derjenigen der Markzellenwände in den Federästen erreicht.

Es müßte von größtem Interesse sein, diese Annahme durch Messungen der Korngrößen bei weiß und blau reflektierenden Pudervögeln zu beweisen. Schüz (41) gibt an, daß die Dicke der Stäbchen und Körnchen gewöhnlicher Puderabstriche sich um 1 μ bewegt. Die feinsten Körnchen messen nach ihm 0,3 μ. Da dieser Wert gerade die Grenze der lichtmikroskopischen Sichtbarkeit darstellt, ist es durchaus möglich, daß es noch feinere Puder gibt, die Schüz nicht sehen konnte. Es paßt ausgezeichnet zu unserer oben dargelegten Vorstellung, daß die Puderkörner bei Tauben sowohl nach Schüz wie nach meinen eigenen Beobachtungen am kleinsten sind. Gerade bei Tauben spielt nämlich Blaufärbung durch Puder eine große Rolle. Exakte Messungen lassen sich nur durch elektronenoptische Untersuchungen im Uebermikroskop machen. Diese sind von Herrn Dr. H. Ruska und mir bereits eingeleitet und bestätigten bis jetzt meine Ansichten. Endgültiges kann jedoch erst nach Bearbeitung umfangreicheren Materials ausgesagt werden, worüber zu gegebener Zeit berichtet werden wird.

Es sei nun noch auf den Anteil des Puders an verschiedenen Färbungen hingewiesen. Während Spöttel (43) den Puder nur für das Taubenblau verantwortlich machte, betonte Schüz (41) dessen Anteil an der Graufärbung und Schillerdämpfung. Wenn Schüz vermutet, daß darüber hinaus der Puder an der Färbung nicht beteiligt sei, so ist dies nicht richtig. Wenn Puder in genügender Ausbildung vorhanden ist, trägt er immer zur Gefiederfärbung bei. Bei weiß reflektierendem Puder wird allen Farben eine dämpfende Grau-Komponente gegeben (= „zarte Farbe“). Wenn Spöttel und mit ihm Schüz angibt, daß der Puder seine größte färberische Wirksamkeit über einer Unterlage von schwachem zerstreutem Pigment erreicht, so scheint mir das nicht zutreffend zu sein. Es ist natürlich, daß intensive Pigmentierung der ganzen Feder die Puderfärbung verdunkelnd übertönt. Die beste Wirkung wird meiner Erfahrung nach erzielt, wenn die Radien durch bestimmte Anordnung des Melanins nur teilweise (intensiv) pigmentiert sind und die freibleibenden Abschnitte stark weiß reflektieren. Das ist z. B. bei *Ardea cinerea*, *Circus cyaneus* ♂, *Lanius excubitor* und den Artamiden der Fall.

Reflektiert der Puder bläulich, so können je nach der Pigmentunterlage verschiedene Färbungen entstehen; bei dunklen Melaninen erscheinen graublaue Tönungen, bei rötlichen Melaninen zartviolette (aus blau und rot), bei gelbem Lipochrom zart gelbgrünliche (aus blau und gelb). Die Farbkombinationen können wir an Tauben gut studieren, bei denen die Blaufärbung durch Puder wohl am besten ausgebildet

ist. Die zart violetten Brustfedern von *Columba palumbus*, *Streptopelia turtur*, *Treron vernans* und vieler anderer kommen durch rötliches Melanin und schwach bläuliche Puderreflexion zustande, welche auch mit gelbem Lipochrom und Melanin zusammen für die gelbgrünliche Färbung vieler Fruchttauben verantwortlich zu machen ist (*Treron vernans*!). Bemerkenswert ist noch das Zusammenwirken von Rotschiller und blau reflektierendem Puder, wodurch z. B. bei Duculiden Zartviolett entsteht (*Ducula forsteni*).

Die Färbung durch Puderstruktur ist wie schon gesagt, sehr weit verbreitet. Schüz (41) gibt die wesentlichsten Gruppen wie folgt an: Gressores, Accipitres, Grues, Rhinochaeti, Otides, Columbae, Cuculi, Psittaci, Striges, Caprimulgi, Pici, Campephagidae, Laniidae, Artamidae. Hinzuzufügen wäre noch der Hühnervogel *Alectoris*.

Zustandekommen und Verbreitung der häufigsten Federfarben.

Nachdem bisher die einzelnen Färbungsfaktoren behandelt wurden, halte ich es für zweckmäßig, ein stichwortartiges Verzeichnis der häufigsten Federfarben, ihres Zustandekommens und ihrer Verbreitung anzufügen. Angesichts der großen Mannigfaltigkeit der Kombinationsmöglichkeiten von Färbungsfaktoren kann meine Aufzählung nur sehr grob und unvollständig sein. Die Reihenfolge geht ungefähr vom weniger zum stärker Gefärbten. Die in Klammer gesetzten Zahlen geben die Seite an, auf der die betr. Farbe behandelt wurde.

Weiß. Strukturfarbe durch diffuse Reflexion (464).

Grau. Kombinationsfarbe aus diffuser Reflexion und dunklem Melanin. Farbvariation nach Menge und Ausdehnung des Melanins. Meist besondere Anordnung des Melanins in den Radien; basal: *Ralli*?, Columbae, Gressores, Grues, Accipitres, Tubinares, Limicolae (*Crocethia*), Lari, Rhinochaeti, Anseres, Cuculi (*Cuculus*); medial: Limicolae (*Cursorius*, *Ibidorhynchus*), Macrochires (*Hemiprocne mystacea*), Cuculi (*Cacomantis*), Artamidae; apikal: Galli, Cuculi (*Coua*, *Piaya*), Macrochires (*Chaetura cinereiventris*), Colii, Psittaci (meist), Pici, Passeres (außer Artamidae) (456). Oft dunkles Kolbenmelanin (= zartgrau): Columbae, Rhinochaeti, Lari, Accipitres (besonders Falconinae), Psittaci (452). Oft Puderstruktur zur Erhöhung des Weißreflexes: Gressores, Accipitres, Grues, Rhinochaeti, Otides, Columbae, Cuculi, Psittaci, Pici, Laniidae, Artamidae.

Blaugrau. 1. Kombinationsfarbe aus Weißreflex und Blauschiller (Weiß am Ramus, Schiller an den Radien): z. B. Flügelspiegel von *Spatula clypeata*. — 2. Kombinationsfarbe aus Weißreflex und dunklem Melanin: Lari. — 3. Kombinationsfarbe aus blaureflektierender Puderstruktur und dunklem Melanin: *Alectoris*?, Columbae. — 4. Kobinationsfarbe aus Blaustruktur in den Radien und dunklem Melanin: Columbae (*Goura*, *Alectroenas*).

Blau. 1. Pigmentfarbe: Columbae (*Cyanotreron*). — 2. Blauschiller: Galli, Columbae, Anseres, Trogones, Macrochires (Trochilidae), Passeres (Hirundinidae, Sturnidae, Corvidae, Paradisaeidae, Nectariniidae). — 3. Kombinationsfarbe aus Blaustruktur und unterlagertem dunklem Melanin; Intensitätsvariation durch Verschiedenheit der Schwammstruktur: Galli (*Acryllium*), Ralli (*Porphyrio*), Psittaci, Coraciae, Halcyones, Meropes, Passeres (Eurylaemidae (*Calyptomena*), Pittidae, Pipridae, Cotingidae, Campephagidae (*Graucalus*), Pycnonotidae (*Irena*), Turdidae (*Monticola*, *Luscinia*, *Sialia*), Sylviidae (*Malurus*), Muscicapidae (*Hypothymis*, *Muscicapa* u. a.), Laniidae (*Laniarius*, *Artamia*), Corvidae (*Kitta*, *Garrulus*, *Cyanopica*, *Cyanocorax*), Paradisaeidae (*Pteridophora alberti*), Paridae, Sittidae, Tanagridae (*Thraupis*, *Calospiza*), Fringillidae, Ploceidae, Coerebidae (*Dacnis*, *Cyanerpes*) (477).

Reingelb. Pigmentfarbe aus Diffusfarbstoffen (*Zooxanthin*, *Psittafulvin* u. a.): Columbae (*Treron*, *Ptilinopus* u. a.), Psittaci, Halcyones (*Ceyx*), Meropes, Pici (Rhamphastidae, Capitonidae, Picidae), Passeres [Pipridae, Motacillidae, Sylviidae (*Hippolais*, *Regulus*), Bombycillidae, Sturnidae, Oriolidae, Paradisaeidae, Paridae, Nectariniidae, Tanagridae, Fringillidae (*Carduelis*, *Serinus* u. a.), Ploceidae, Icteridae].

Goldgelb. 1. Pigmentfarbe aus Diffusfarbstoffen: Sphenisci, Ardeidae (*Bubulcus*), Grues (*Balearica*), Picidae. — 2. Pigmentfarbe aus regelmäßig verteiltem rostfarbenem Melanin: *Podiceps nigricollis*. — 3. Kombinationsfarbe aus Ramusstruktur, Lipochrom und Blaustruktur: Tanagridae (504).

Lehmgelb. Pigmentfarbe aus dünn verteiltem gelblichem Melanin: Pterocletes, Otides, Limicolae (*Charadrius*, *Burrhinus*, *Cursorius*, *Glareola* u. a.), Anseres, Accipitres, Striges, Caprimulgi, Todi, Pici, Passeres [Alaudidae, Hirundinidae, Troglodytidae, Turdidae (*Oenanthe*, *Turdus* u. a.), Timaliidae, Sylviidae (*Phylloscopus*, *Locustella*, *Acrocephalus*), Laniidae, Sittidae, Certhiidae, Tanagridae u. a.].

Rostgelb. Pigmentfarbe aus regelmäßig verteiltem rostgelbem Melanin: Im wesentlichen die unter „lehmgelb" genannten Gruppen.

Grüngelb. Kombinationsfarbe aus gelbem Lipochrom und dunklem Melanin. Manchmal auch Puderauflage mit Blaureflex: Columbae (513).

Goldgrün. Kombinationsfarbe aus Blaustruktur mit untergelagertem Melanin und übergelagertem Lipochrom mit eingelagertem rötlichen Melanin: *Pitta sordida novaeguineae* (503).

Grün. 1. Pigmentfarbe: Galli (*Ithaginis*), Anseres (*Somateria*), Cuculi (*Turacus*). — 2. Grünschiller: Galli, Anseres (Anatidae u. a.), Trogones, Macrochires (Trochilidae), Passeres (Sturnidae, Paradisaeidae). — 3. Kombinationsfarbe aus Grünschiller und gelbem Lipochrom: Columbae (*Ducula*, *Treron*, *Ptilinopus*) (40). — 4. Kombinationsfarbe aus Blaustruktur mit untergelagertem Melanin und übergelagertem gelben Lipochrom: Psittaci, Meropes, Todi, Passeres [Eurylaemidae, Pipridae, Corvidae (*Kitta*), Tanagridae, Fringillidae, Coerebidae u. a.] (501).

Olivgrün. 1. Kombinationsfarbe aus braunem Melanin und gelbem Lipochrom. Unterschiedliche Ausbildung durch verschiedene Ausdehnung der Melaninpigmentierung. Manchmal wirkt schwach ausgebildete Blaustruktur mit: Pici, Passeres [Motacillidae, Sylviidae (*Phylloscopus*, *Regulus*), Paridae

u. a.] (39/40). — 2. Dasselbe mit zusätzlicher Einlagerung von braunem Melanin in der Rindenschicht: Ralli (*Gallinula*), Pici (503). — 3. Kombinationsfarbe aus Blaustruktur und übergelagertem gelblichem Melanin: Coraciae, Halcyones, Momoti, Passeres (Pittidae) (503).

Orange. Pigmentfarbe aus Diffusfarbstoff (Lipochrom u. a.): Columbae, Passeres u. a.

Rostrot. Pigmentfarbe aus regelmäßig verteiltem rostfarbenem Melanin: Galli, Pterocletes, Ralli, Limicolae, Podicipedes, Anseres, Gressores (Ardeidae), Accipitres, Striges, Coraciae, Halcyones, Pici?, Passeres (Alaudidae, Hirundinidae, Cinclidae, Troglodytidae, Turdidae, Timaliidae, Sylviidae, Laniidae, Paradisaeidae, Certhiidae, Sittidae, Tanagridae u. a.).

Zartrostrot. 1. Dieselbe Anordnung wie eben, nur Puderauflage: *Accipitres*, *Cuculi* u. a. (511). — 2. Kolbenmelanin rötlicher Färbung (manchmal mit Puderauflage): Galli, Columbae, Accipitres, Upupae, Passeres [Laniidae, Paradoxornithidae (*Panurus*), Fringillidae u. a.] (452).

Reinrot. 1. Pigmentfarbe aus diffusem Farbstoff (Lipochrom u. a.): Galli (*Tragopan*, *Ithaginis*), Steganopodes (Pelecanidae) Phoenicopteri, Gressores (Plegadidae), Psittaci, Trogones, Musophagidae (*Turacus*), Pici, Passeres (Pittidae), Bombycillidae, Oriolidae, Fringillidae, Ploceidae u. a.). — 2. Rotschiller: Galli, Columbae, Macrochires (Trochilidae), Passeres (Sturnidae, Paradisaeidae, Nectariniidae u. a.).

Zartviolett. 1. Kombinationsfarbe aus blaureflektierender Puderstruktur und Rotschiller: Columbae (*Ducula forsteni* u. a.). — 2. Kombinationsfarbe aus blaureflektierender Puderstruktur und rötlichem Melanin: Columbae (*Columba palumbus*, *Streptopelia turtur* u. a.) (514).

Violett. 1. Pigmentfarbe: Columbae (*Ptilinopus*), Passeres (Cotingidae). — 2. Violettschiller: Galli, Columbae, Anseres, Macrochires (Trochilidae), Passeres (Sturnidae, Corvidae, Paradisaeidae, Nectariniidae u. a.). — 3. Kombinationsfarbe aus Blaustruktur mit untergelagertem dunklen Melanin und rotem Lipochrom: Psittaci, Meropes (*Nyctiornis*: ohne dunkles Melanin, Lipochrom untergelagert), Passeres (Pittidae, einzelne Fringillidae, *Passerina ciris* 507). — 4. Kombination aus Blaustruktur und untergelagertem rötlichen Melanin: Galli (*Acryllium*), Coraciae Halcyones, Passeres (Sittidae: *S. frontalis*, Ploceidae: *Poëphila*, *Granatina*) (508). — 5. Kombinationsfarbe aus sehr schwach ausgebildeter Blaustruktur und untergelagertem braunen Melanin: Ralli (*Porphyrio*), Momoti, Passeres (Corvidae: *Cyanopica*, *Cyanocorax*, Tanagridae, Coerebidae: *Cyanerpes*) (509).

Rostbraun. 1. Pigmentfarbe aus rostbraunem, der Feder von außen aufliegenden Porphyrinpuder: Kopffeder von *Lophotis ruficrista* (Völker 54). — 2. Pigmentfarbe aus regelmäßig und dicht verteiltem rostfarbenen Melanin: Galli, Columbae, Pterocletes, Ralli, Limicolae, Podicipedes, Anseres, Accipitres, Striges, Caprimulgi, Coraciae, Halcyones, Passeres (Alaudidae, Cinclidae, Troglodytidae, Turdidae, Sylviidae, Laniidae, Sittidae, Certhiidae, Prunellidae, Fringillidae, Ploceidae u. a.).

Braun. Pigmentfarbe aus dicht gelagertem bräunlichen Melanin: Dieselben Gruppen wie eben. Verschiedene Ausprägung (Hell-Dunkel) durch verschieden dichte Ablagerung.

Schwarz. 1. Pigmentfarbe aus Diffusfarbstoff (Cotingin): Cotingidae (*Xipholena*) (462). — 2. Pigmentfarbe aus dichtest gelagertem braunem oder schwarzbraunem Melanin: Wohl bei allen Vogelgruppen vorkommend.

Alle genannten Farben sind streng genommen kombinierte Färbungen, doch rechtfertigt sich beim Ueberwiegen einer Komponente eine engere Benennung, z. B. Pigmentfarbe. Alle Farben können durch besondere Strukturausbildungen der entsprechenden Federbestandteile modifiziert werden (siehe S. 467).

Zusammenfassung.

Am Schluß meiner Arbeit möchte ich folgende Punkte nochmals besonders hervorheben:

1. Reines Federkeratin löst sich in Laugen mit gelblicher Eigenfarbe.
2. Alle Melanine gehen aus pulverisierten Federn bereits in $2^0/_0$iger Natronlauge in Lösung. Die Lösungsdauer ist u. a. abhängig von der Qualität (chemischen Beschaffenheit) und der Quantität (Menge des untersuchten Federpulvers, Ablagerungsdichte auf dem Pigmentträger und in den Federteilen) des Melanins sowie von der Qualität (Konzentration) und Quantität (angesetzten Menge) des Lösungsmittels.
3. Nach der Lösungsdauer besteht folgende Farbreihenfolge der Melaninkörner: Gelblich - rostgelblich - roströtlich - rostbräunlich - olivbräunlich - bräunlich - schwarzbräunlich.
4. Es lassen sich nach ihrem Lösungsverhalten zwei Hauptgruppen von Federmelaninen unterscheiden, eine leicht- und eine schwerlösliche. Da zwischen beiden jedoch Uebergänge nachgewiesen wurden, ist bei nomenklatorischer Scheidung Vorsicht geboten.
5. Die unterschiedliche Lösbarkeit und Färbung des Melanins, das aus farblosen Vorstufen (Melanogenen) unter Einfluß eines oxydativen Fermentes in den farbigen Endzustand überführt wird, ist zum mindesten weitgehend durch den verschiedenen Oxydationsgrad bedingt. Dabei sind die dunklen Melanine als die stärker oxydierten, fester konstituierten und damit gegen Lösungsmittel widerstandsfähigeren anzusehen.
6. Das Einzelkorn des Federmelanins besteht aus dem farblosen Träger (oder Kern), der seine Gestalt bestimmt, und dem diesem

angelagerten Melanin, das qualitativ (chemische Konstitution) und quantitativ (Ablagerungsdichte am Träger) seine Farbe bestimmt. Der Pigmentträger entsteht nach Untersuchungen Rényi's und Kawamura's aus den Mitochondrien der Melanophoren.

7. Form und Farbe des Melaninkornes sind demnach voneinander unabhängig. Dunkle Melanine können sowohl stäbchenförmig wie rundlich sein, helle sind meist rundlich.
8. Die Melaninkörner sind niemals den Federteilen angelagert, sondern stets in ihnen eingelagert. Sie sind oft parallel zur Längsachse der Federteile ausgerichtet.
9. Regelmäßige Ablagerung von Melanin in den Federteilen bewirkt gelbliche, rostfarbene, bräunliche und schwärzliche Färbung.
10. Es wurde die kolbenförmige Ablagerung von Federmelaninen beschrieben, die vorwiegend an der Entstehung „zarter" Farben beteiligt ist.
11. Bei Teilpigmentierung der Radien können die Melanine basale, mediale oder apikale Anordnung einhalten. Ihr diesbezügliches Verhalten ist weitgehend durch die systematische Stellung des betreffenden Vogels bedingt.
12. Die Distalen Radien sind meist stärker als die Proximalen pigmentiert, da sie diese überlagern.
13. Diffuse Farbstoffe (Lipochrome u. a.) sind im Ramus nur in der Rindenschicht zu finden. Im Radius richtet sich ihre Anordnung nach der etwa vorhandenen Melaninpigmentierung. Bei stärkerer Ablagerungsdichte tritt oft Differenzierungshemmung auf (mangelhafte Ausbildung von Radien und Ramusmarkzellen, Verstärkung des Ramus), so daß vorwiegend die Rami an der Färbung teilhaben. Die Farbausprägung ist bei diffusen Farbstoffen weitgehend von ihrer Konzentration abhängig.
14. Die Weißfärbung kommt an der Feder in erster Linie durch diffuse Reflexion zustande.
15. Die Form des Ramus ist von Bedeutung für die Ausprägung der Färbung. Es wurden drei Bautypen beschrieben: Der lichtzerstreuende, der glitzernde und der lackglänzende Ramus.
16. Die Radien modifizieren die Färbung durch ihre Schmal-, bzw. Breitstellung; ferner durch Ausbildung besonderer Strukturen (Seiden-, Samt- und Filzstruktur) oder durch partiellen Radienausfall.
17. Die den meisten Blaufärbungen zugrunde liegende Blaustruktur wurde durch Imprägnierungsversuche und übermikroskopische Untersuchung aufgeklärt. Es handelt sich um ein feinstporiges, luft-

durchsetztes Keratinschwammwerk der Kästchenzellenwände, das als sogenanntes trübes Medium mit Vorzug blaues Licht reflektiert. Die Abmessungen der Mikrovakuolen betragen bei *Pitta maxima* 0,1—0,25 μ; die Hornwände sind meist 0,01—0,015, höchstens 0,02 μ stark.

18. Die Intensität des Blaureflexes ist vorwiegend abhängig von der Feinheit der Schwammstruktur, außerdem von der Ausbildung der Melaninunterlage. Hellblaue Federn haben feiner ausgebildete Blaustruktur und stärkeren Blaureflex als dunkelblaue und violette.
19. Die verschiedene Gestaltung blauer Federn wurde an mehreren Bautypen von Ramusquerschnitten beschrieben.
20. Von großer Bedeutung für die Modifizierung der Blaufärbung ist das nachbarliche Verhältnis der Federäste, die durch breite Ausbildung und enges Nebeneinanderliegen die farbengebende Fläche geschlossener gestalten.
21. Grünfärbung auf der Grundlage der Blaustruktur kommt durch Ueberlagerung der Kästchenzellen mit gelben Diffusfarbstoffen (Lipochrom u. a.) oder mit gelblichem Melanin zustande. Die Rindenschicht wird, als Träger der Gelbkomponente, oft verstärkt ausgebildet (meist Glitzerstruktur!).
22. Die Goldfärbung bei Tanagriden kommt ebenfalls durch Blaustruktur und übergelagertes gelbes Pigment zustande. Der besondere Effekt wird anscheinend durch die stark verdickte, schichtig ausgebildete Rindenschicht der Federäste erzeugt.
23. Violettfärbung auf Grundlage der Blaustruktur entsteht durch Kombination des Blaureflexes mit rötlichem Lipochrom oder rotbraunem Melanin. Außerdem kann sie durch Veränderung der Schwammstruktur in Zusammenwirken mit untergelagertem Melanin entstehen. Der Blaureflex ist dann sehr schwach ausgebildet und vermischt sich mit der Rotkomponente des braunen Pigmentes.
24. Puderauflage verstärkt die diffuse Reflexion an der Federoberfläche und verleiht allen Färbungen einen grauen, dämpfenden Einschlag.
25. Sind die Puderteilchen kleiner als Lichtwellenlängen, so wirken sie ebenso wie die Blaustruktur als trübes Medium und können schwachbläuliche Färbungen entstehen lassen. In solchen Fällen tritt in Verbindung mit rötlichem Pigment Zartviolett, mit gelblichem Pigment Zartgelbgrün auf.
26. Es wurde eine Zusammenstellung der häufigsten Federfarben, ihres Zustandekommens und ihrer Verbreitung bei den einzelnen Vogelgruppen gegeben.

Literaturverzeichnis.

1. Ball, St. Jungle Fowls from Pacific Islands. — Bishop Museum Bull. 108. Honolulu 1933. (p. 1—121.)
2. Bancroft, W. D.; Chamot, E. M.; Merritt, E. and Mason, C. W. Blue Feathers. — Auk XL. 1923. (p. 275—300.)
3. Biedermann, W. Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere. — Ergebn. d. Biol. Bd. 3. 1928. (p. 354—541.) Mit Literaturverzeichnis!
4. Bloch, Br. Das Pigment. — Handb. d. Haut- und Geschlechtskrankheiten. Bd. 1, Teil 1. Berlin 1927. Mit umfangreichem Verzeichnis chemischer und medizinischer Literatur!
5. Bogdanow, A. Die Färbestoffe in den Feldern. — Journ. f. Ornith. VI. 1858. (p. 311—315.)
6. — Étude sur les causes de la coloration des oiseaux. — Rev. Mag. Zool. S. 2., Vol. 10, 1858. (p. 311—312).
7. Desselberger, H. Ueber das Lipochrom der Vogelfeder. — Journ. f. Ornith. LXXVIII. 1930. (p. 328—376.) Mit umfangreichem Literaturverzeichnis!
8. Elsässer, T. Die Struktur schillernder Federn. — Journ. f. Ornith. LXXIII. 1925. (p. 337—389.)

8a. Fatio, V. Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes. — Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. Vol. 18. 1866. (p. 249.)

9. Frank, F. Pigmentanalytische Untersuchungen am Rassenkreis *Parus atricapillus* (L.). — Verh. d. IX. intern. Ornith. Kongr. Rouen 1939. (p. 161—175.)
10. Frank, F. u. Ruska, H. Uebermikroskopische Untersuchung der Blaustruktur der Vogelfeder. — Naturwiss. 27. 1939. (p. 229 u. 230.) Mit Literaturangaben über die übermikroskopische Technik!
11. Gadow, H. On the colour of feathers as affected by their structure. — Proc. Zool. Soc. London. 1882. (p. 409—421.)
12. Glasewald, F. W. Zur Frage der Uebergänge zwischen dunklen und hellen Melaninen (Untersuchungen am Embryonaldunenkeim des Hühnchens). — Journ. f. Ornith. LXXIV. 1926. (p. 541—549.)
13. Görnitz, K. Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen. — Journ. f. Ornith. LXXI. 1923. (p. 127—131).
14. — Ueber die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern. — Journ. f. Ornith. LXXI. 1923. (p. 456—511.)
15. — u. Rensch, B. Ueber die violette Färbung der Vogelfeder. — Journ. f. Ornith. LXXII. 1924. (p. 113—118.)
16. Gortner, R. A. On two different types of melanin. — Proc. Soc. Exp. Biol. Med. Vol. 9. 1912.
17. — Studies on melanin. — V. Journ. Amer. Chem. Soc. Vol. 35. 1913.
18. Götz, W. H. J. Ueber die Pigmentfarben der Vogelfedern. — Verh. Ornith. Ges. Bayern. 1925. (p. 192—225.)
19. Greite, W. Ueber Bildung und Lagerung der Melanine in der Vogelfeder. — Zool. Anz. 96. 1931. (p. 41—49.)
20. — Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine. — Zeitschr. wissensch. Zool. 145. 1934. (p. 283—336.)
21. Haecker, V. Ueber die Farben der Vogelfeder. — Arch. mikr. Anat. Bd. 35. 1890. (p. 68—87.)

22. Haecker, V. und Meyer, G. Die blaue Farbe der Vogelfedern. — Zool. Jahrb. Syst. Bd. 15. 1902. (p. 267—294).
23. Kawamura, T. Ueber die Pigmentbildung in der Erstlingsfeder von *Coturnix coturnix japonica* Temminck et Schlegel. — J. Sci. Hiroshima Univers., Ser. B, Div. 1, Vol. 2, Art. 10. 1933 (p. 171—191.)
24. — Ueber die Melanophoren in der embryonalen Epidermis von *Coturnix coturnix japonica* Temminck et Schlegel. — J. Sci. Hiroshima Univers., Ser. B, Div. 1, Vol. 3, Art. 8. 1934. (p. 87—97.)
25. Kniesche, G. Ueber die Farben der Vogelfedern. I. Die Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur. — Zool. Jahrb. Anat. Bd. 38. 1914. (p. 327—356.)
26. Krätzig, H. Histologische Untersuchungen zur Frage der Struktur- und Farbveränderungen an Federn nach künstlicher (Thyroxin-) Mauser. — Roux' Archiv. Bd. 137, Heft 1. 1937. (p. 86—150.) Mit umfangreichem Literaturverzeichnis!
27. Kruckenberg, L. F. W. Die Farbstoffe der Federn. Vergleichende physiologische Studien. Reihe I und II. — Heidelberg 1881/82.
28. — Vergleichend physiologische Vorträge. 3. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. — Heidelberg 1884.
29. Kuhn, O. Zur Entwicklungsphysiologie der Feder. — Nachr. d. Ges. d. Wissensch. Göttingen, Math. Phys. Klasse. 1928. (p. 233—240.)
30. — Die Differenzierung des Haushuhngefieders durch Schilddrüse und Gonaden. — Züchtungskde. 3. 1928.
31. — Ueber die Mauserreaktion der Vögel nach Schilddrüsenfütterung. — Züchtungskunde 4. 1929.
32. — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder. — Roux' Archiv 127. 1933. (p. 456—543.)
33. Ladebeck, E. Die Farben einiger Hühnerrassen. — Zeitschr. ind. Abst. und Vererb. 30. 1922. (p. 1—62.)
34. Lloyd Jones, O. Studies of inheritance in pigeons II. A microscopical and chemical study of the feather pigments. — J. Exp. Zool. Vol. 18. 1915.
35. Prenglowitz, R. Zur thermischen Isolierung bei Vögeln. — Zool. Jahrb. Syst. 64. 1933. (p. 129—148.)
36. Rensch, B. Ueber Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern. — Journ. f. Ornith. LXXI. 1923. (p. 269—276.)
37. — Recent Investigations on the Colours of Bird's Feathers. — Ibis 1925. (p. 856—868.)
38. — Untersuchungen über die Phylogenese der Schillerstruktur. — Journ. f. Ornith. LXXIII. 1925. (p. 127—147.)
39. — Die Farbaberrationen der Vögel. — Journ. f. Ornith. LXXIII. 1925. (p. 514—539.)
40. Rényi, G. S. Studies on Pigment Genesis. I. The nature of the so-called „Pigmentbildner". — Journ. of Morphol. Physiol. Vol. 39. 1924. (p. 415—430.)
41. Schüz, E. Beitrag zur Kenntnis der Puderbildnng bei den Vögeln. — Journ. f. Ornith. LXXV. 1927. (p. 86—224.)
42. Sick, H. Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder. — Journ. f. Ornith. LXXXV. 1937. (p. 206—372.)

43. Spöttel, W. Ueber die Farben der Vogelfedern. II. Die Färbung der *Columba livia* nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern. — Zool. Jahrb. Anat. 38. 1914. (p. 357—426.)
44. Steinbacher, G. Eumelanin und Phaeomelanin in der Vogelfeder. — Ornith. Mber. 39. 1931. (p. 41 u. 42.)
45. Steiner, H. Vererbungsstudien am Wellensittich *Melopsittacus undulatus* (Shaw). Ein kasuistischer Beitrag zum Domestikationsproblem. — Arch. Klaus-Stiftung. Bd. VII, Heft 1/2. 1932. (p. 37—202.) Mit Literaturverzeichnis!
46. Stresemann, E. Aves. — Handb. d. Zool. von Kükenthal-Krumbach VII, 2. Hälfte. Berlin 1927—1934.
47. — Le Loriot Argenté (*Oriolus mellianus* Stres.). L'Oiseau. Vol. I. 1931. (p. 201—207.)
48. Strong, R. M. The Development of Colour in the Definitive Feather. — Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge (USA). Vol. XL. 1902. (p. 147—185.)
49. — Further observations on the origin of Melanin pigment. — Anat. Rec. 9. 1915. (p. 128—140.)
50. Völker, O. Die Abhängigkeit der Lipochrombildung bei Vögeln von pflanzlichen Karotinoiden. — Journ. f. Ornith. LXXXII. 1934. (p. 439—450.)
51. — Ueber den gelben Federfarbstoff des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus* (Shaw)). — Journ. f. Ornith. LXXXIV. 1936. (p. 618—630.)
52. — Ueber fluoreszierende, gelbe Federpigmente bei Papageien, eine neue Klasse von Federfarbstoffen. — Journ. f. Ornith. LXXXV. 1937. (p. 136—146.)
53. — Porphyrin in Vogelfedern. — Journ. f. Ornith. LXXXVI. 1938. (p. 436—456.)
54. — Ein eigenartiges Prinzip der Federpigmentierung. — Orn. Mber. 45, 1938. (p. 107—110).
55. Witschi, E. The bill of the sparrow as an indicator for the male sex hormone. I. Sensitivity. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., Vol. 33, 1936. p. 484—486.
56. — and Woods, R. P. The bill of the sparrow as an indicator of the male sex hormone. II. Structural basis. J. Exp. Zool., Vol. 73, 1936. (p. 445—459.)

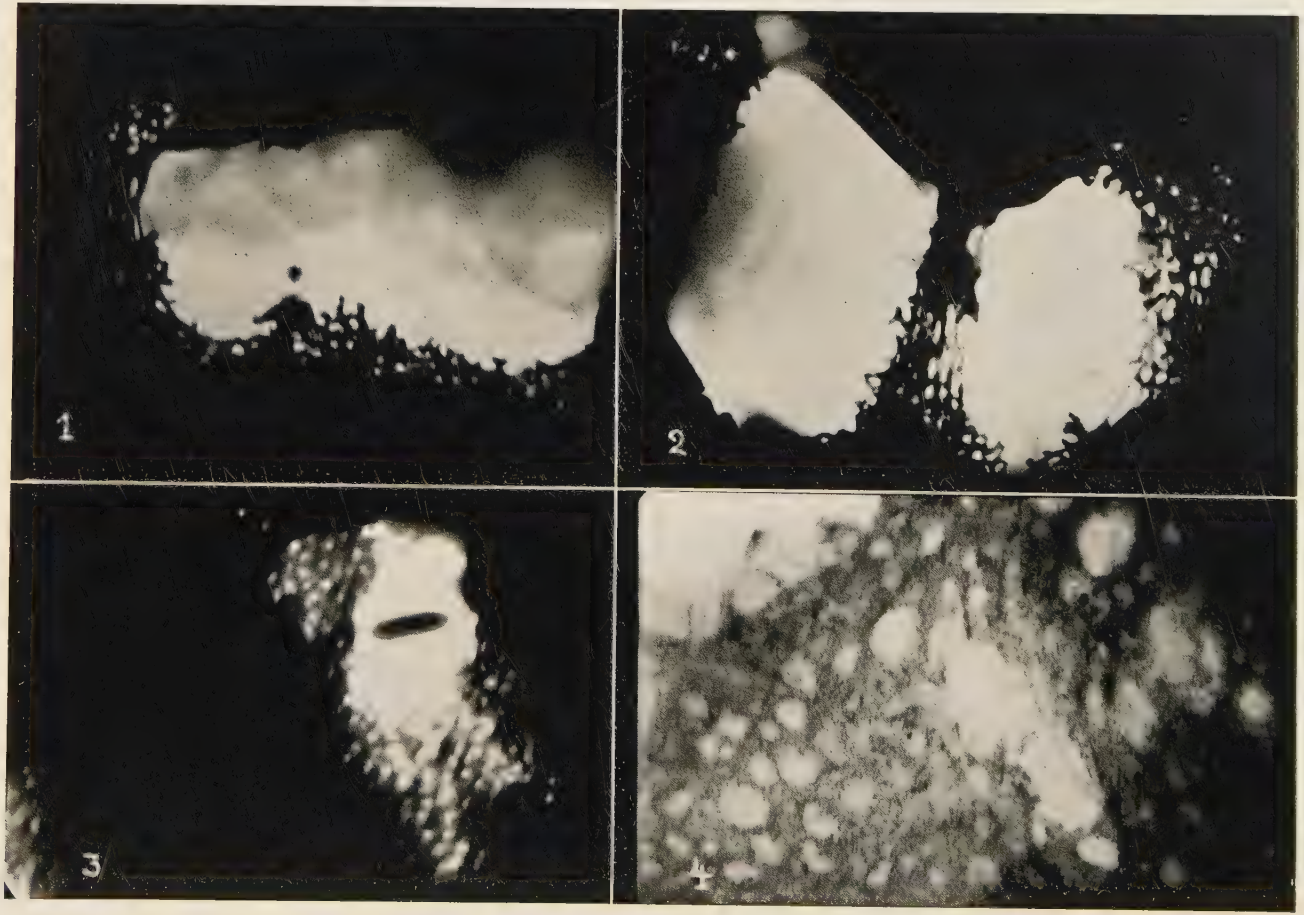
Tafel I.

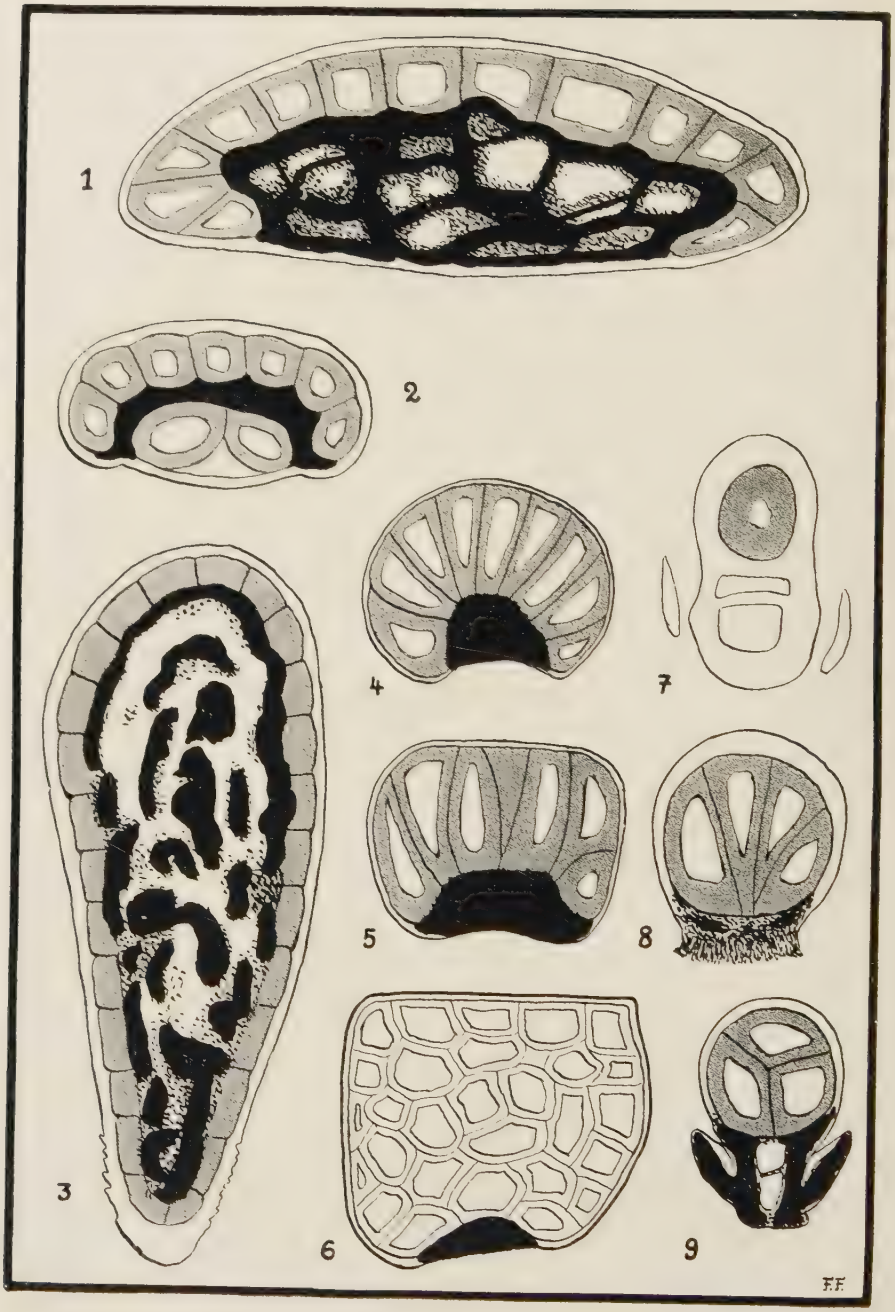
Uebermikroskopische Aufnahmen der Blaustruktur.

Vergr. ca. 10000-fach.

Ausschnitte aus der schwammigen Keratinstruktur der Kästchenzellenwände. Die Bildränder sind schwarz, da hier die Elektronenstrahlen infolge zu großer Mächtigkeit der Hornschicht nicht durchdringen konnten. 1—3 *Pitta maxima* (Flügeldeckfeder), 4 *Calospiza mexicana* (Brustfeder). Man beachte die weniger feine Struktur der weniger intensiv blau gefärbten Feder von *Calospiza mexicana*. Auf Bild 3 im Mittelraum ein Melaninstäbchen.

Aufnahmen: Siemens-Halske-A. G.


1
2
3
4


1
2
3
4
5
6
7
8
9
FF

Tafel II.

Ramusquerschnitte von:

1. *Pitta sordida mülleri*: Lackblaue Bürzelfeder.
2. *Tanagrella velia signata*: Violette Flügeldeckfeder.
3. *Momotus momota*: Lackviolettblaue Nackenfeder.
4. *Pipra coronata carbonata*: Blaue Kopffeder.
5. *Pipra caeruleocapilla*: Blaue Kopffeder.
6. *Pipra iris iris*: Weiße, schillernde Kopffeder.
7. *Halcyon funebris*: Weiße, ganz schwach grünblau schimmernde Brustfeder.
8. *Porphyrio poliocephalus*: Hellbläuliche Brustfeder.
9. *Pitta erythrogaster celebensis*: Hellblaue Brustfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz.

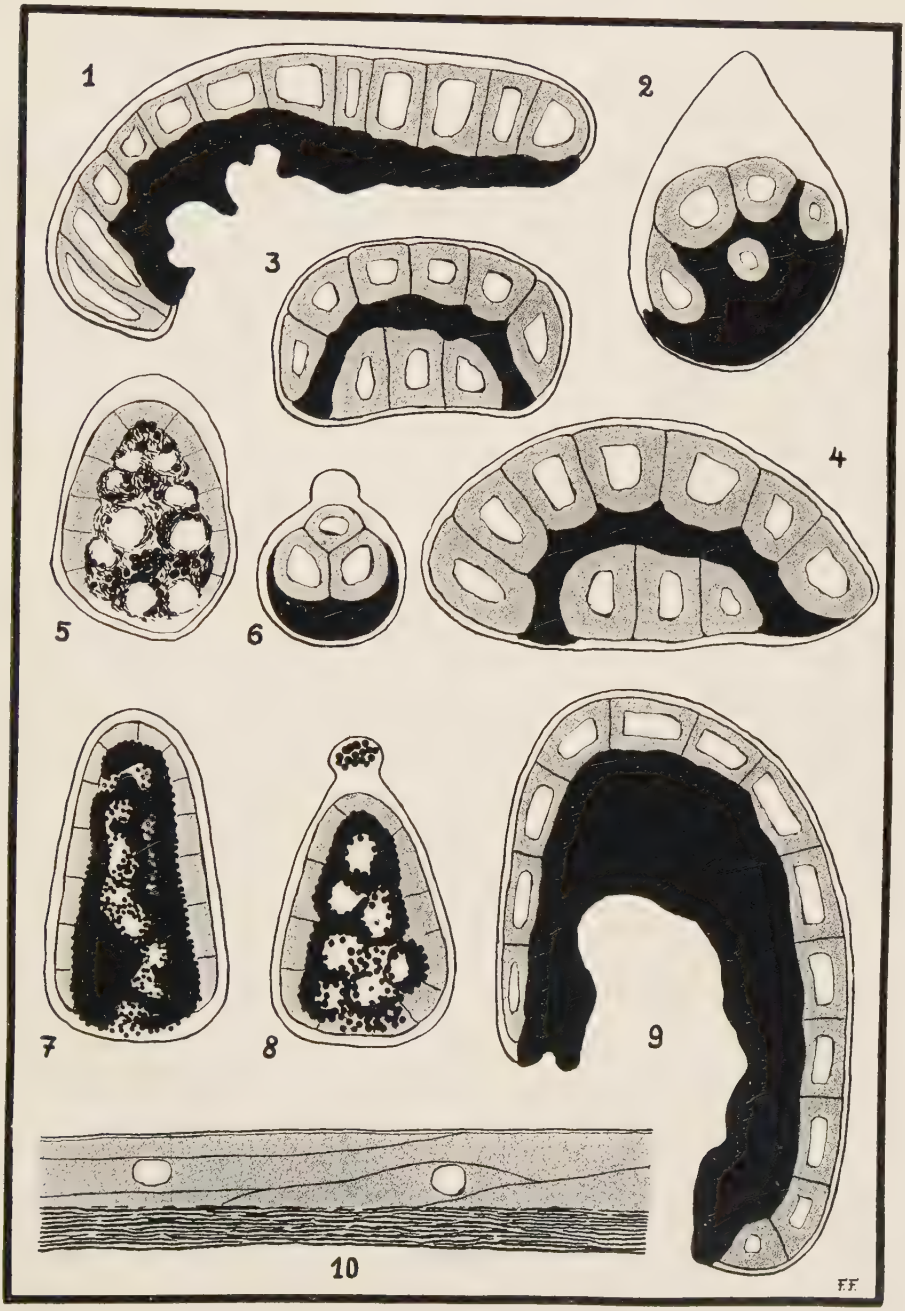
Tafel III.

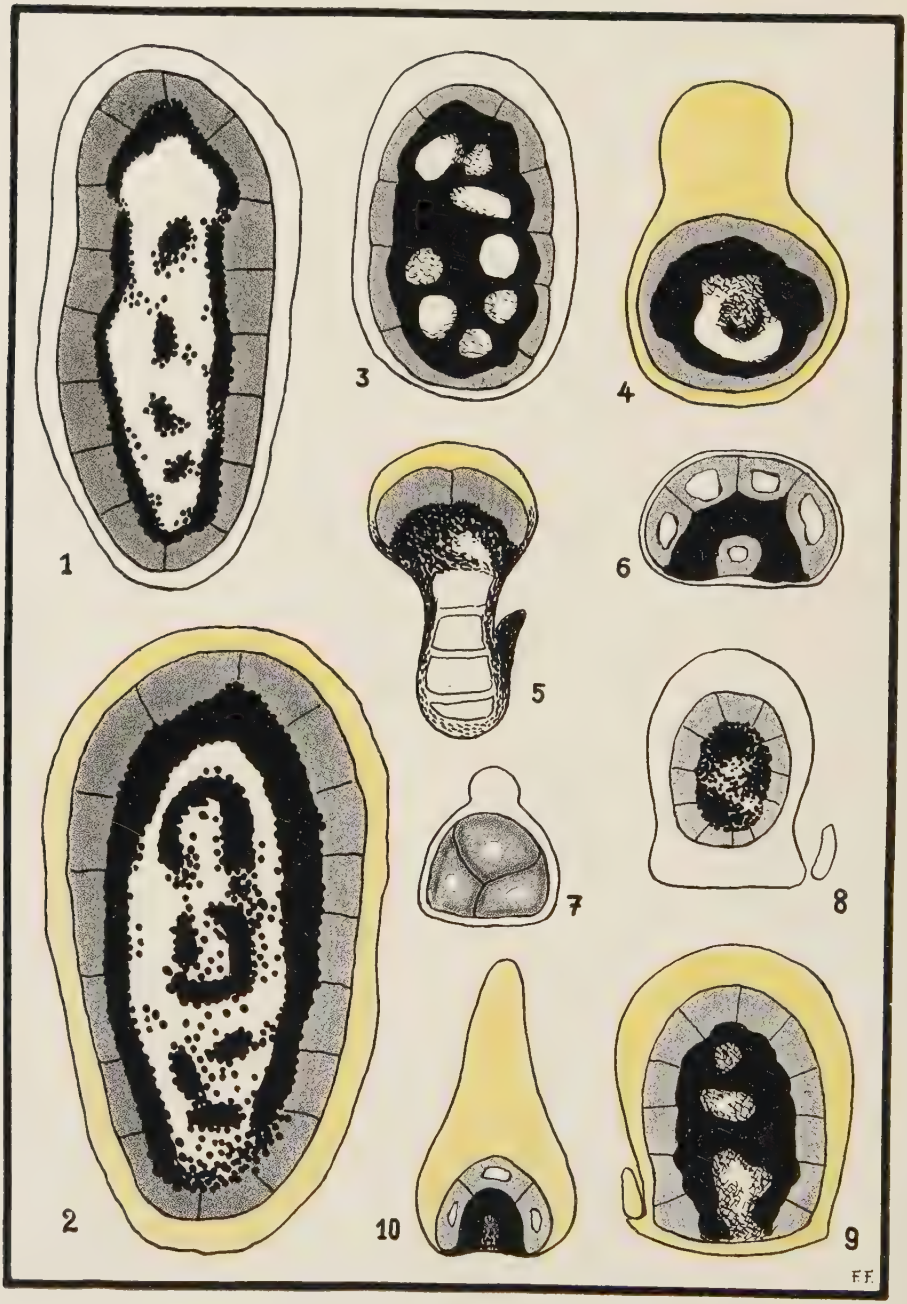
Ramusquerschnitte von:

1. *Irena cyanea* ♂: Lackblaue Rückenfeder.
2. *Chotorhea rafflesi*: Blaue Kopffeder.
3. *Cyanerpes cyaneus*: Violette Brustfeder.
4. *Cyanerpes cyaneus*: Hellblaue Kopffeder.
5. *Parus caeruleus*: Blaue Kopffeder.
6. *Erythrura cyanovirens*: Blaue Brustfeder.
7. *Luscinia svecica cyanecula*: Blaue Brustfeder.
8. *Monticola solitarius*: Blaue Brustfeder.
9. *Cotinga cotinga*: Blaue Rückenfeder (Mitte).
10. *Pteridophora alberti*: Hellblaues Schmuckplättchen aus einer der beiden paarigen, langen Kopffedern.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
FF


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
FF

Tafel IV.

Ramusquerschnitte von:

1. *Kitta chinensis*: Hellblaue (ausgebleichte) Kopffeder.
2. *Kitta chinensis*: Hellgrüne Kopffeder.
3. *Xanthura luxuosa*: Blaue Kopffeder.
4. *Xanthura luxuosa*: Grüne Rückenfeder.
5. *Nyctiornis amictus*: Grüne Rückenfeder.
6. *Hypothymis azurea*: Blaue Brustfeder.
7. *Fringilla teydea*: Blaue Rückenfeder.
8. *Psittacula derbyana*: Blaue Kopffeder.
9. *Psittacula derbyana*: Grüne Rückenfeder.
10. *Todus subulatus*: Grüne Rückenfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, gelber Diffusfarbstoff gelb.

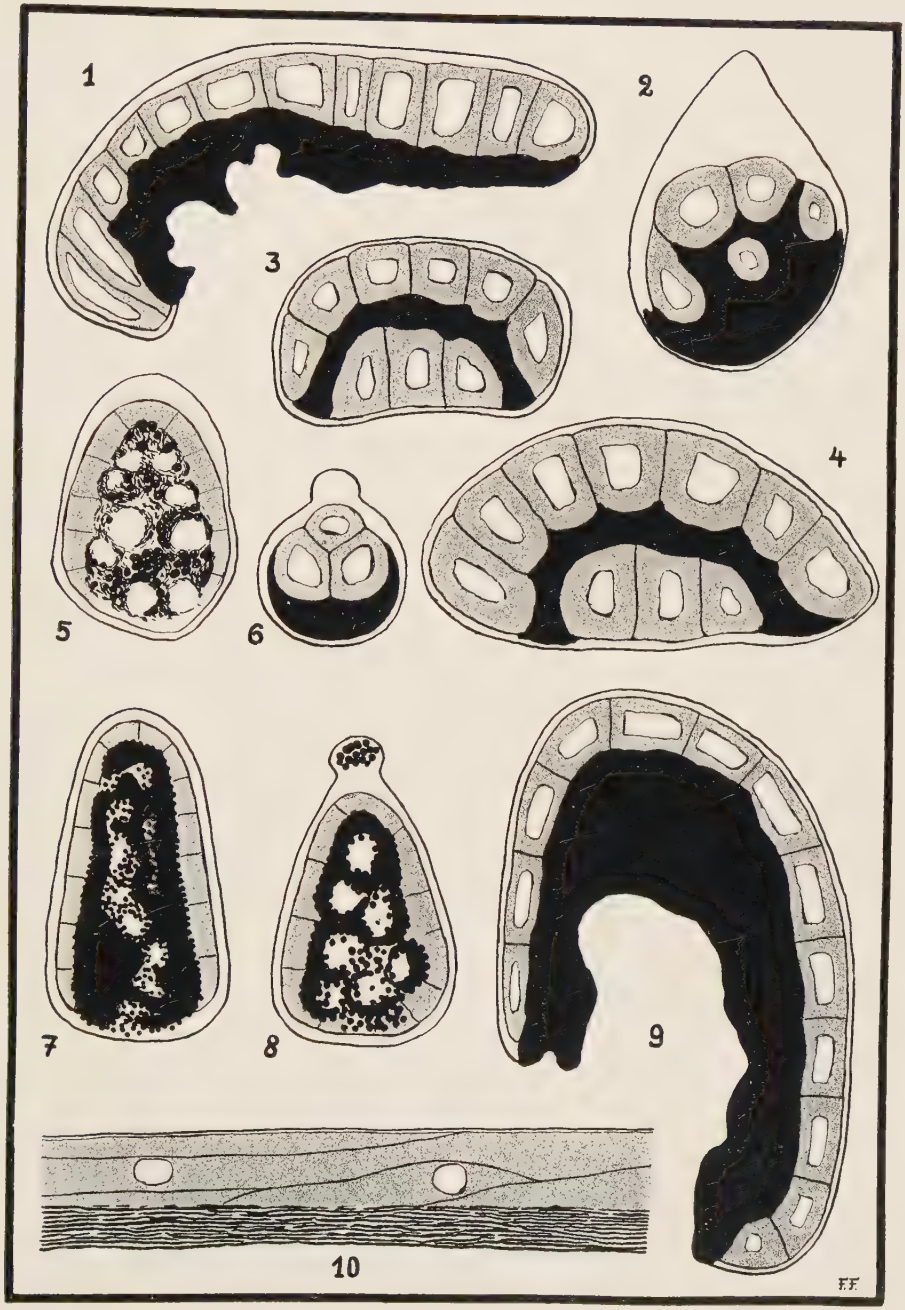
Tafel III.

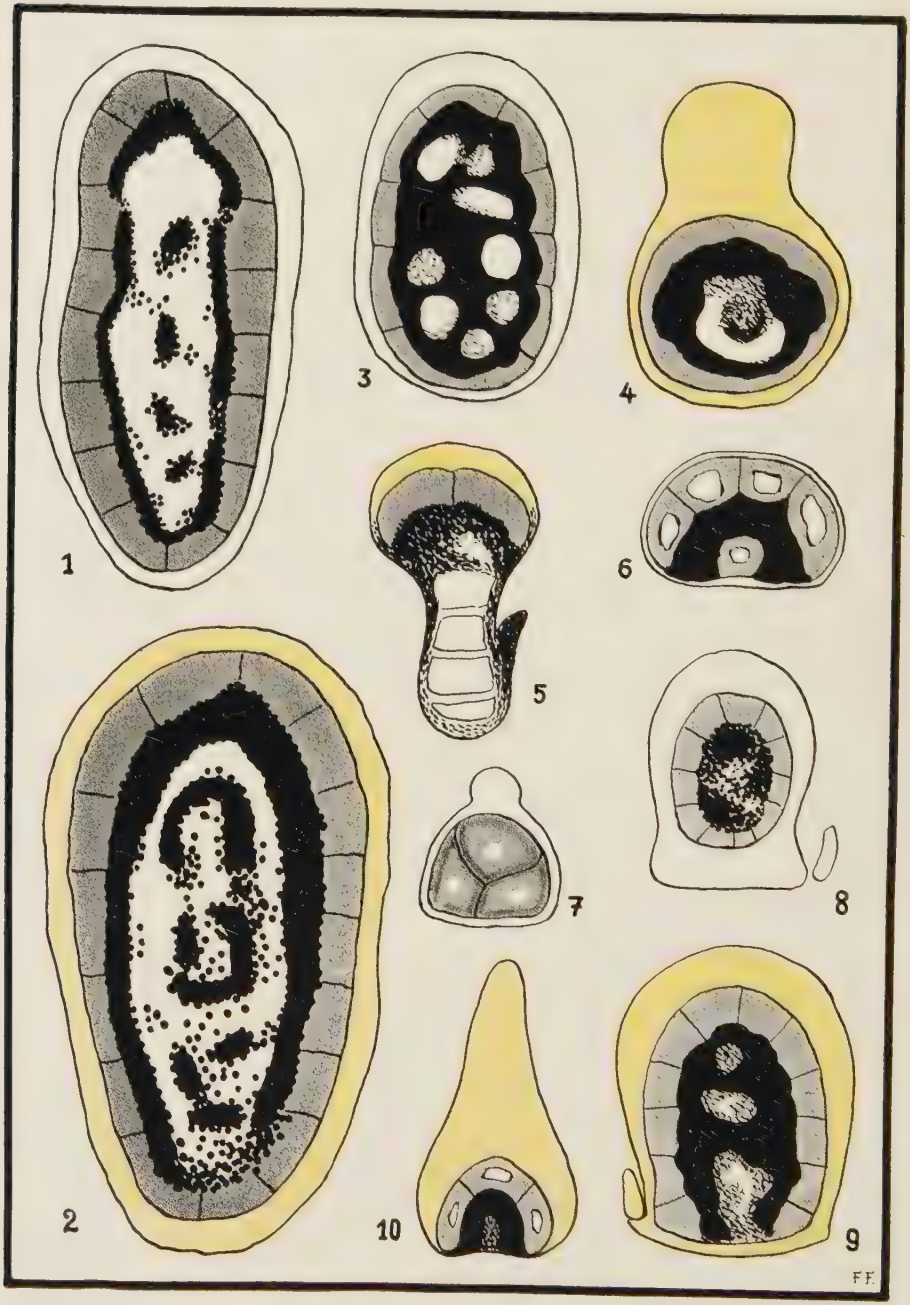
Ramusquerschnitte von:

1. *Irena cyanea* ♂: Lackblaue Rückenfeder.
2. *Chotorhea rafflesi*: Blaue Kopffeder.
3. *Cyanerpes cyaneus*: Violette Brustfeder.
4. *Cyanerpes cyaneus*: Hellblaue Kopffeder.
5. *Parus caeruleus*: Blaue Kopffeder.
6. *Erythrura cyanovirens*: Blaue Brustfeder.
7. *Luscinia svecica cyanecula*: Blaue Brustfeder.
8. *Monticola solitarius*: Blaue Brustfeder.
9. *Cotinga cotinga*: Blaue Rückenfeder (Mitte).
10. *Pteridophora alberti*: Hellblaues Schmuckplättchen aus einer der beiden paarigen, langen Kopffedern.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
FF


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
FF.

Tafel IV.

Ramusquerschnitte von:

1. *Kitta chinensis*: Hellblaue (ausgebleichte) Kopffeder.
2. *Kitta chinensis*: Hellgrüne Kopffeder.
3. *Xanthura luxuosa*: Blaue Kopffeder.
4. *Xanthura luxuosa*: Grüne Rückenfeder.
5. *Nyctiornis amictus*: Grüne Rückenfeder.
6. *Hypothymis azurea*: Blaue Brustfeder.
7. *Fringilla teydea*: Blaue Rückenfeder.
8. *Psittacula derbyana*: Blaue Kopffeder.
9. *Psittacula derbyana*: Grüne Rückenfeder.
10. *Todus subulatus*: Grüne Rückenfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, gelber Diffusfarbstoff gelb.

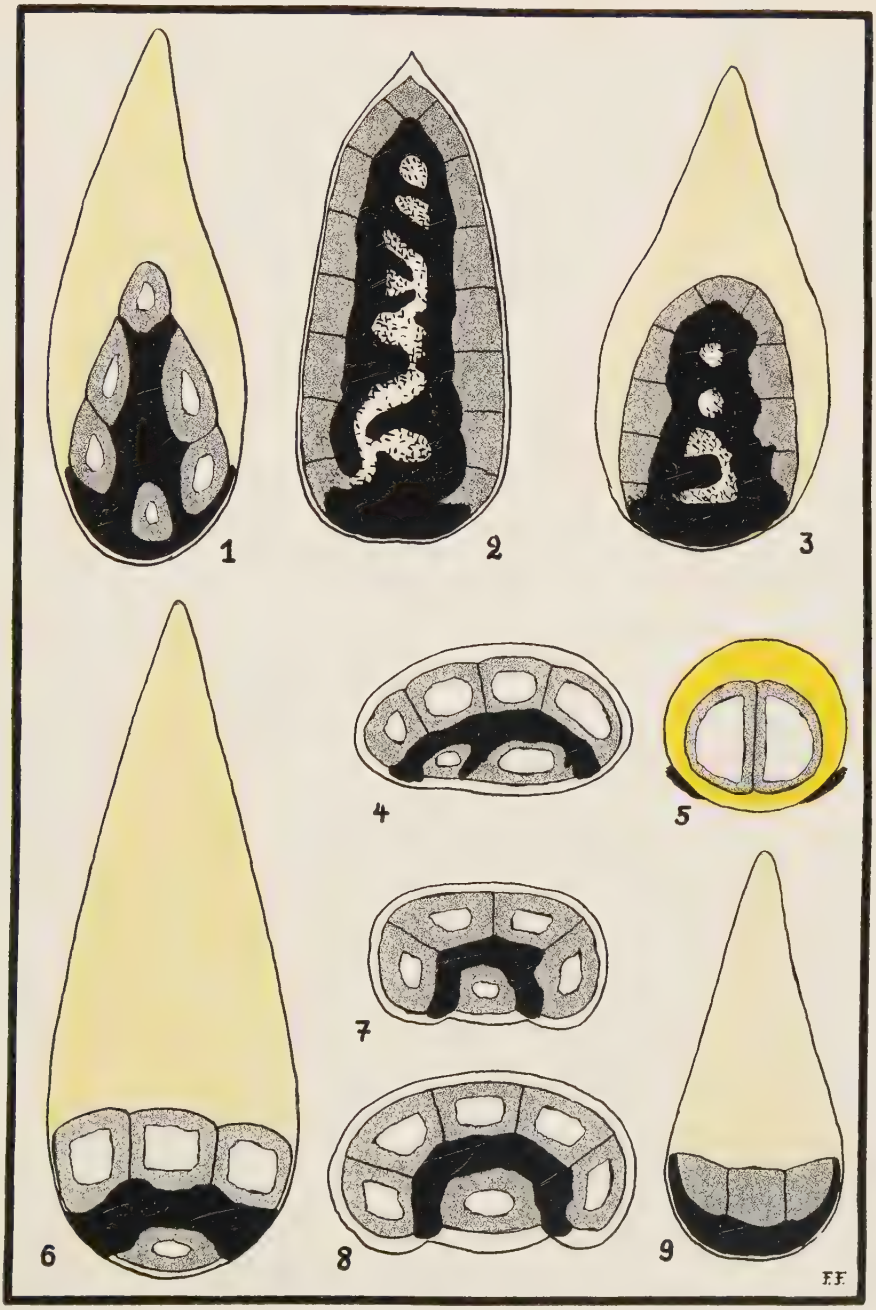
Tafel V.

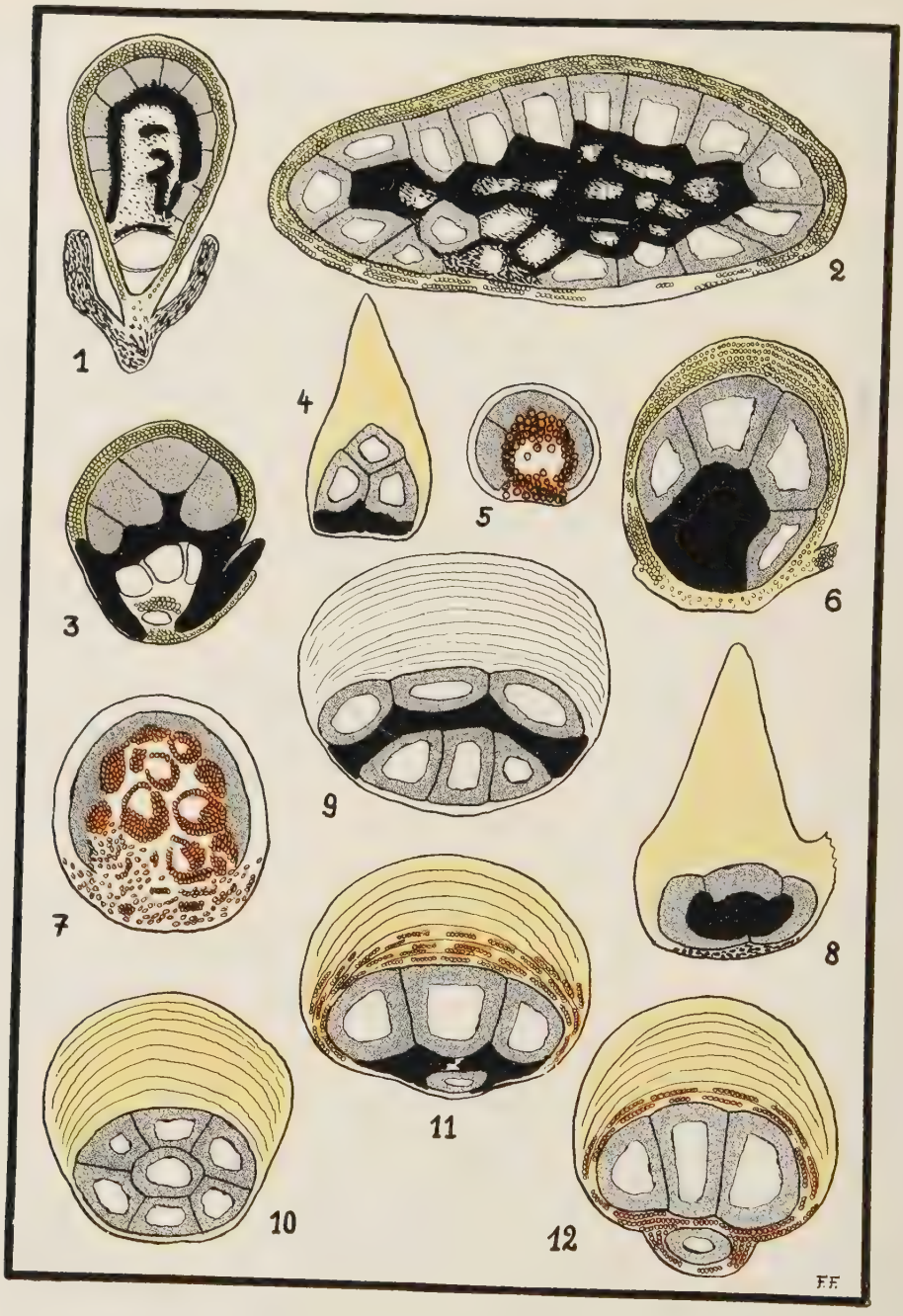
Ramusquerschnitte von:

1. *Chlorochrysa phoenicotis*: Grüne, glitzernde Rückenfeder.
2. *Calyptomena hosei*: Blaue, glitzernde Hälfte einer Brustfeder.
3. *Calyptomena hosei*: Grüne, glitzernde Hälfte derselben Brustfeder.
4. *Thraupis cana sclateri*: Violette Flügeldeckfeder.
5. *Passerina ciris*: Goldgrüne Rückenfeder.
6. *Calospiza chilensis*: Gelbgrüne Kopffeder.
7. *Calospiza chilensis*: Hellblaue Bauchfeder.
8. *Calospiza chilensis*: Violette Kehlfeder.
9. *Chlorophanes spiza axillaris*: Blaugrüne, glitzernde Rückenfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, gelber Diffusfarbstoff gelb.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
F.F.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
F.F.

Tafel VI.

Ramusquerschnitte von:

1. *Momotus momota*: Olivgrüne Rückenfeder.
2. *Pitta sordida novaeguineae*: Goldgrüne Brustfeder.
3. *Halcyon concreta*: Olivgrüne Nackenfeder.
4. *Poëphila gouldiae*: Grüne Rückenfeder.
5. *Poëphila gouldiae*: Violette Brustfeder.
6. *Pitta strepitans concinna*: Olivgrüne Rückenfeder.
7. *Aulacorhamphus caeruleigularis*: Violette Kehlfeder.
8. *Aulacorhamphus caeruleigularis*: Grüne Rückenfeder.
9. *Tanagrella velia signata*: Blauviolette Oberschwanzdeckfeder.
10. *Tanagrella velia signata*: Goldene Bürzelfeder.
11. *Calospiza nigrocincta franciscae*: Goldbronzene Kopffeder.
12. *Calospiza cyanicollis granadensis*: Goldene Flügeldeckfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, rotbraunes Melanin braun, gelbes Melanin gelb gekörnt, gelber Diffusfarbstoff gelb.

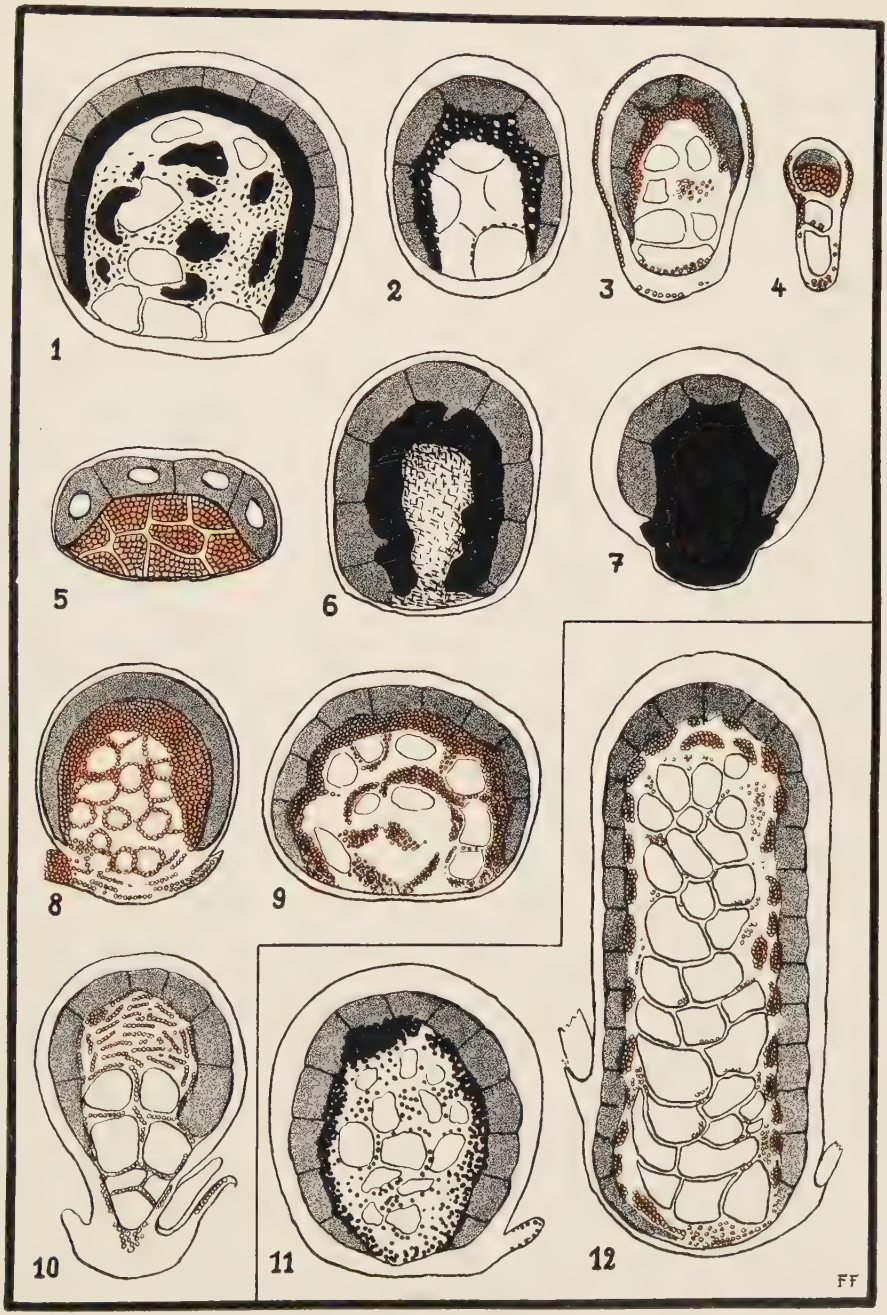
Tafel VII.

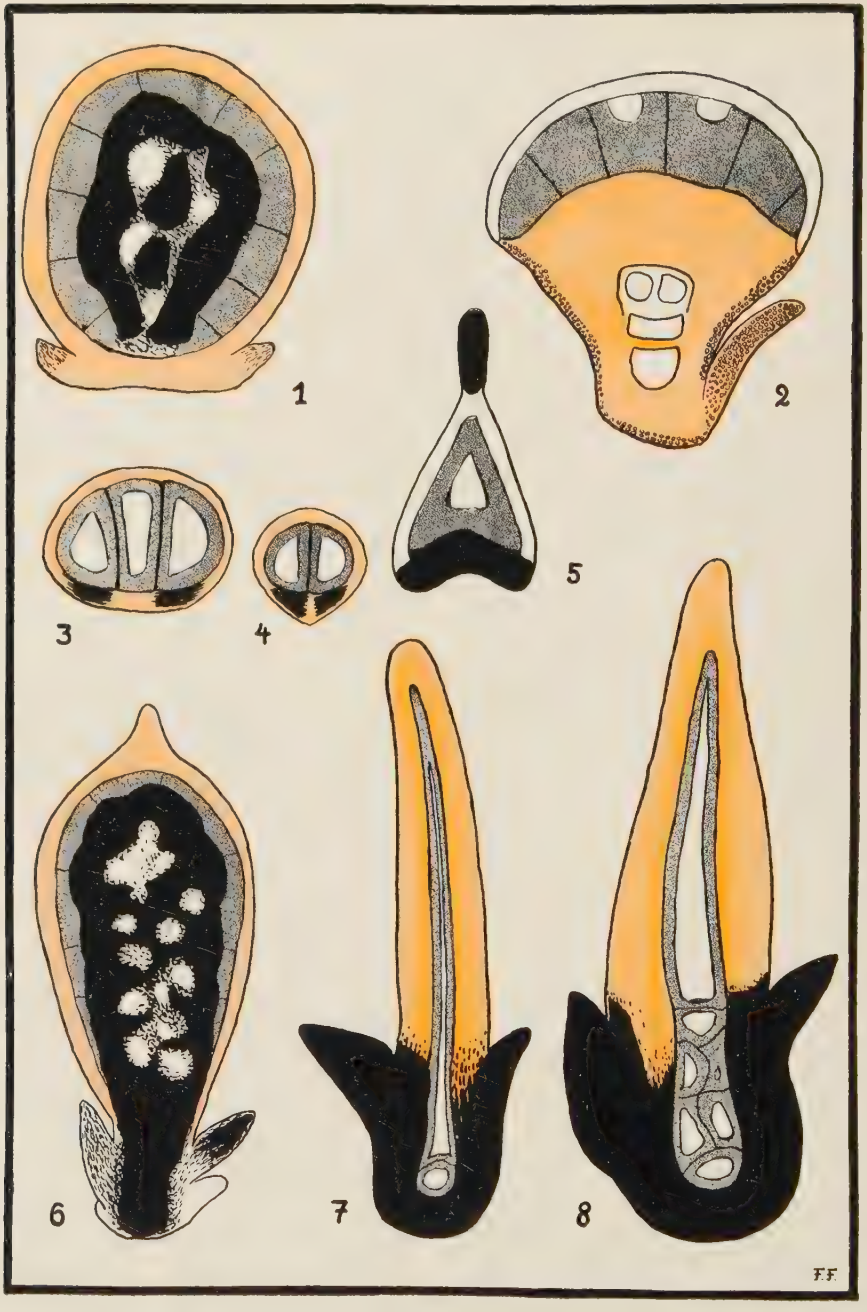
Ramusquerschnitte von:

1. *Coracias caudata*: Violette Flügeldeckfeder.
2. *Coracias caudata*: Hellblaue Bauchfeder.
3. *Coracias caudata*: Hellviolette Brustfeder.
4. *Eurystomus afer*: Braunviolette Brustfeder.
5. *Ceyx erithacus*: Hellviolette Bürzelfeder.
6. *Halcyon semicaeruleus*: Blaue Bürzelfeder.
7. *Halcyon lazuli*: Blaue Rückenfeder.
8. *Halcyon coromanda rufa*: Violette Rückenfeder.
9. *Granatina granatina*: Violette Kopfseitenfeder.
10. *Cittura cyanotis cyanotis*: Hellviolette Brustfeder.
11. *Acryllium vulturinum*: Blaue Bauchfeder.
12. *Acryllium vulturinum*: Violette Schwungfederaußenfahne.

Vergr. 1—10. 800-fach,
11+12. 474-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, rotbraunes Melanin braun.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
FF


1
2
3
4
5
6
7
8
F.F.

Tafel VIII.

Ramusquerschnitte von:

1. *Vini australis*: Violette Bauchfeder.
2. *Nyctiornis amictus*: Hellviolette Kopffeder.
3. *Cyanospiza versicolor*: Violette Kopffeder.
4. *Passerina ciris*: Violette Kehlfeder.
5. *Grandala coelicolor*: Violette, glitzernde Brustfeder.
6. *Pitta baudi*: Dunkelviolette Bauchfeder.
7. *Pitta granatina*: Dunkelviolette, glitzernde Brustfeder.
8 *Pitta granatina*: Dunkelviolette, glitzernde Rückenfeder.

Vergr. 800-fach.

Kästchenzellen grau, dunkles Melanin schwarz, roter Diffusfarbstoff orange.

Lebenslauf.

Am 11. Februar 1914 wurde ich zu Oldenburg i. O. als Sohn des Studienrates Friedrich-Georg Frank geboren. Nach dreijährigem Besuch der Vorschule trat ich 1923 in die Sexta des humanistischen Gymnasiums in Oldenburg ein, an dem ich Ostern 1932 die Reifeprüfung ablegte. Den Sommer 1932 verbrachte ich mit praktischer Berufsvorbereitung an der Vogelwarte Helgoland und als Vogelwart auf der Nordseeinsel Mellum. Im WS. 1932/33 war ich an der Universität in Freiburg i. Br. immatrikuliert. Vom SS. 1933 bis zum WS. 1935/36 und — nach zweijähriger Unterbrechung zur Ableistung der aktiven Dienstpflicht beim A. R. 22 — vom WS. 1937/38 bis zum WS. 1938/39 gehörte ich der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin an. Acht Semester habe ich belegt, in zwei Semestern war ich wegen Heeresdienst, bezw. Arbeit an meiner Dissertation beurlaubt. Mein Studium galt in erster Linie der Biologie, wo ich meine Ausbildung hauptsächlich durch die Herren Professoren Spemann, Hesse, Zimmer, Oehlkers und Diels erhielt. Außerdem hörte ich Palaeontologie (Prof. Quenstedt), Geologie (Prof. Soergel), Physik (Prof. Nernst), Chemie (Prof. Staudinger, Prof. Schlenk), Anthropologie (Prof. Fischer, Prof. v. Verschuer) und Geographie Prof. Krebs, Prof. Troll.

Fritz Frank.